

SÉRIE , N°
N° D'ORDRE : 30

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Edouard-Marcel-Albert BAUDRIMONT

Docteur en Médecine

Préparateur d'Anatomie générale et d'Histologie

à la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Bordeaux

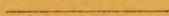
1^{re} Thèse. — DISPOSITIFS MUSCULAIRE ET ÉLASTIQUE DU POU MON
DES VERTÉBRÉS. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTO-
PHYSIOLOGIQUE.

2^{me} Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.



Soutenues le 5 Juin 1929 devant la Commission d'examen

MM. SAUVAGEAU	<i>Président</i>
CHAINE	} <i>Examineurs</i>
BOUNHIOL	



BORDEAUX
LES IMPRIMERIES SIRAUDEAU

(ANGERS-BORDEAUX)

80 bis, Cours de l'Argonne, 80 bis

—
1929



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE , N°
N° D'ORDRE : 30

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE BORDEAUX

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
PAR

Edouard-Marcel-Albert BAUDRIMONT

Docteur en Médecine

Préparateur d'Anatomie générale et d'Histologie
à la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Bordeaux

1^{re} Thèse. — DISPOSITIFS MUSCULAIRE ET ÉLASTIQUE DU POU MON
DES VERTÉBRÉS. — ÉTUDE HISTOLOGIQUE ET HISTO-
PHYSIOLOGIQUE.

2^{me} Thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.



Soutenues le 5 Juin 1929 devant la Commission d'examen

MM. SAUVAGEAU	<i>Président</i>
CHAINE	} <i>Examineurs</i>
BOUNHIOL	



BORDEAUX
LES IMPRIMERIES SIRAUDEAU
(ANGERS-BORDEAUX)

80^{bis}, Cours de l'Argonne, 80^{bis}

—
1929

UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

FACULTÉ DES SCIENCES

MM.

Doyen	COUSIN	Calcul infinitésimal et Analyse supérieure.
Doyens	PADÉ	Recteur de l'Académie de Dijon.
Honoraires. . .	PICART	Astronomie approfondie.
	FALLOT .	
Professeurs	BÉNARD .	
honoraires . . .	VEZES .	
	SAUVAGEAU	Botanique.
	VIGOUROUX	Chimie industrielle.
	DEVAUX	Physiologie végétale.
	GUINCHANT	Physique générale.
	PICART	Astronomie.
	RICHARD	Chimie organique.
Professeurs . .	CHAINE	Anatomie comparée et Embryogénie.
	FOCH	Physique expérimentale.
	DUPONT	Chimie minérale.
	BOUNHIOL	Zoologie et Physiologie animale
	TROUSSET	Mécanique rationnelle.
	MERCIER	Physique P. C. N.
	DAGUIN	Géologie et Minéralogie.
Professeurs	BOURGUEL	Chimie générale.
sans chaire. .	FEXTAUD	Zoologie.
Maitre de	GENEVOIS	Chimie physiologique appli-
conferences. . .		quée.
Secrétaire. . . .	BEAUDUN .	



PREMIÈRE THÈSE

Dispositifs musculaire et élastique

DU

Poumon des Vertébrés

Étude Histologique et Histophysiologique

A MON MAITRE
MONSIEUR LE PROFESSEUR G. DUBREUIL

Je dois le sujet de ce travail à mon Maître, M. le Professeur G. DUBREUIL. Après m'en avoir facilité la réalisation en mettant généreusement à ma disposition les ressources de son Laboratoire de la Faculté de Médecine, il a bien voulu en assurer le contrôle et je tiens à lui exprimer toute la reconnaissance de son modeste collaborateur et élève.

A la Faculté des Sciences, j'ai suivi les leçons de MM. les Professeurs BOUTAN, CHAINE, DEVAUX et SAUVAGEAU. Qu'ils soient assurés de ma profonde gratitude pour l'enseignement qu'ils m'ont donné et aussi pour la grande bienveillance qu'ils n'ont jamais cessé de m'en témoigner.

Le Professeur agrégé A. LACOSTE a bien voulu s'intéresser à mes recherches et ne m'a ménagé ni les encouragements, ni les conseils ; je l'en remercie bien sincèrement.

Je n'aurai garde d'oublier, enfin, mon premier initiateur en Histologie, le Dr M. BEYLOT, qui fut moralement pour moi d'un si grand secours à certains moments particulièrement pénibles ; qu'il veuille bien trouver ici comme un reflet très ému de notre ancienne amitié en même temps que l'assurance de mon très fidèle attachement.

INTRODUCTION

L'étude des dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire de l'Homme et, d'une manière plus générale, des Mammifères a été entreprise, à peu près simultanément pour ces deux tissus, vers le milieu du siècle dernier. Mais, tandis que les descriptions des formations élastiques ont toujours concordé entre elles et que leur rôle est depuis longtemps bien connu, il n'en est pas de même pour les formations musculaires dont l'existence et la répartition ont soulevé de nombreux débats et dont l'importance physiologique et physio-pathologique n'a été soupçonnée qu'assez récemment.

Jusqu'à ces derniers temps, les nombreux auteurs, qui ont signalé ou décrit les éléments contractiles des cavités respiratoires, n'ont guère ajouté à la description qu'en avait déjà donné RINDFLEISCH (144) en 1872 : « Les faisceaux circulaires de fibres musculaires des plus petites bronchioles envoient dans l'orifice des infundibula des prolongements partiels qui pénètrent jusqu'au fond de ceux-ci. En deux ou quatre points, les infundibula sont entourés de faisceaux musculaires lisses. Ces anneaux musculaires se trouvent dans les parties les plus saillantes en dedans des cloisons alvéolaires. » L'importance fonctionnelle et le rôle de ces formations dans le mécanisme de la respiration n'ont pas davantage retenu l'attention des anciens histologistes et c'est tout juste si certains d'entre eux n'ont pas été jusqu'à nier complètement leur existence.

G. DUBREUIL (27), reprenant en 1919 l'étude de la musculature intrinsèque du poumon, a décrit et figuré les plexus de fibres musculaires lisses qui prolongent les muscles de Reissessen le long des canaux alvéolaires de l'Homme et des Mammifères. Ses observations peuvent se résumer ainsi : « Les muscles des

bronchioles terminales se continuent du côté des canaux alvéolaires par des faisceaux de fibres lisses qui forment dans leur ensemble un plexus. Ce plexus entoure de ses mailles la lumière des canaux alvéolaires. Les travées du plexus sont situées dans le bourrelet des cloisons alvéolaires. Ce muscle est donc un sphincter plexiforme de chaque canal alvéolaire. » Ces conclusions concordent sensiblement avec celles qu'avait formulées, E. LAGUESSE (81), en 1912, lors de ses recherches sur la structure des bourrelets septaux alvéolaires du poumon humain, recherches confirmées et précisées tout dernièrement par son élève F. VANDENDORPE (185).

Donc, non seulement il n'est plus permis de méconnaître l'existence de fibres musculaires lisses dans le parenchyme pulmonaire de l'Homme et des Mammifères, mais leur nombre, leur localisation au niveau des bourrelets interalvéolaires, leur disposition plexiforme, leur orientation par rapport aux orifices alvéolaires permettent d'affirmer qu'un tel appareil a un rôle fonctionnel important, quoique encore mal défini. Ce côté fonctionnel de la question n'a été abordé que longtemps après la découverte de ces formations musculaires, puisque MOLESCHOTT (111) les a signalées dès 1845 et cependant « on ne conçoit pas une histologie qui décrirait pour décrire et l'analyse d'un tissu n'aurait aucun sens si elle était une « fin en soi », si elle ne se proposait l'explication d'un mécanisme fonctionnant... » (22). En 1925, G. DUBREUIL (28), fixant des poumons très frais de cheval et de bœuf, par injection dans la trachée de liquides fixateurs à action peu brutale, mais suffisante cependant pour provoquer la réaction des fibres musculaires lisses des canaux alvéolaires (formol à 5 %, bichromate de potasse à 3 %), a obtenu, dans des conditions heureuses de distension du poumon, de bonnes fixations de ces muscles à l'état de contraction. Il a pu vérifier ainsi, qu'en plus de leur importance anatomique très grande, ces muscles « ont en outre un effet considérable au point de vue physiologique, car leur contraction agit très efficacement sur le parenchyme pulmonaire, en particulier sur les cloisons alvéolaires facilement déformables, mobiles et élastiques. » Les observations de G. DUBREUIL et les conclusions qu'il en tire, trouveront naturelle-

ment leur place quand nous étudierons, au chapitre des Mammifères, le dispositif musculaire du poumon de ces animaux. Ce qui précède suffit déjà, néanmoins, pour laisser entrevoir le rôle non douteux de ces formations musculaires dans la ventilation du poumon, puisqu'elles sont capables, en faisant varier par leur jeu le calibre des canaux alvéolaires et l'orifice des alvéoles, de régler la quantité d'air arrivant à ces derniers. [G. DUBREUIL (28), POLICARD (134)].

Il devenait, dès lors, intéressant de rechercher la constance et les variations de cet appareil chez tous les Mammifères. Mais, l'expérience nous montra vite que, limitée à cette classe, cette étude était par trop fragmentaire. Nous avons donc étendu avec fruit nos observations aux autres Vertébrés pulmonés, en laissant toutefois de côté le groupe des Oiseaux, qui tient une place tout à fait à part dans la Série.

Il était, enfin, bien difficile, pour ne pas dire impossible, d'envisager les formations musculaires isolément, en ne tenant aucun compte des réseaux élastiques avec lesquels elles sont en si étroite solidarité morphologique et fonctionnelle. Nous avons donc toujours étudié parallèlement les deux tissus, sans négliger, d'ailleurs, le tissu conjonctif qui les unit et leur sert de soutien, mais en nous attachant plus particulièrement aux formations musculaires qui sont le point de départ et l'objet principal de ce travail.

Ces recherches ont été faites au Laboratoire d'Anatomie générale et d'Histologie de la Faculté de médecine de Bordeaux. Elles ont nécessité un important matériel en animaux de provenances diverses que, livré à nos seuls moyens, il nous eût été bien difficile de réunir ; aussi, ne saurions-nous trop remercier le docteur Raymond SIGALAS, Professeur agrégé à la Faculté de Médecine et de Pharmacie de Bordeaux, qui a bien voulu nous ouvrir les portes du Laboratoire de la station biologique d'Arcachon dont il est directeur et nous a procuré la plupart des animaux aquatiques et marins dont nous avons étudié le poumon.

CHAPITRE PREMIER

GÉNÉRALITÉS — LE POUMON DANS LA SÉRIE. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE — HOMOLOGIE DES DIFFÉRENTES PARTIES CONSTITUTIVES DU POUMON DANS LA SÉRIE — DÉVELOPPEMENT — VESSIE NATATOIRE — SAC RESPIRATOIRE DES DIPNEUSTES — POURQUOI LE POUMON DES OISEAUX NE SERA PAS ENVISAGÉ — TECHNIQUE GÉNÉRALE.

Il serait illusoire de vouloir entreprendre l'étude séparée, dans le vide en quelque sorte, des dispositifs musculaire et élastique du poumon, sans examiner en même temps, d'une façon sommaire tout au moins, l'organisation générale du parenchyme qui leur sert de soutien, autrement dit sans les situer dans l'édifice pulmonaire, dont ils contribuent à former la charpente. Nous rappellerons donc très rapidement, en commençant, quelques notions générales indispensables sur l'appareil respiratoire, sa morphologie générale (architecture et structure) avec ses différentes modalités dans la Série, son origine, son développement, etc... Après cela seulement, nous pourrons aborder l'étude des formations musculaires et élastiques qui nous occupent, non sans avoir donné, auparavant, quelques brèves indications sur la technique que nous avons employée.

I. Généralités

On peut considérer schématiquement le poumon et, d'une manière plus générale, un appareil respiratoire quelconque, comme formé par une surface épithéliale « au niveau de laquelle le sang vient continuellement se mettre en rapport avec

le milieu extérieur, pour lui emprunter son oxygène et lui céder son acide carbonique ». Trois conditions essentielles sont nécessaires pour réaliser au mieux cet échange entre l'air et le sang : 1° la surface respiratoire doit être très étendue ; 2° le sang doit s'y étaler en couche très mince sans cesse renouvelée ; 3° enfin, l'épaisseur des tissus interposés entre les deux milieux doit être aussi réduite que possible. Ces trois conditions se trouvent réunies dans le poumon des Vertébrés. Chez tous les Vertébrés, l'appareil pulmonaire est constitué par des poches membraneuses, qui peuvent rester simples chez quelques espèces inférieures, mais qui, le plus souvent, se décomposent, par bosselures et plissements, en une multitude de petits sacs ou *alvéoles pulmonaires*. L'ensemble s'agence en organes très différenciés et d'une extrême complexité : les *poumons*. L'air pénètre dans l'intérieur de ces cavités par les *voies aérophores* qui s'ouvrent dans le milieu extérieur par l'intermédiaire de la cavité pharyngienne. Le sang est amené par l'artère pulmonaire, qui se résout, à la surface de l'épithélium respiratoire, en un réseau extrêmement dense et serré de capillaires très nombreux, réalisant, immédiatement au contact de cet épithélium, une véritable nappe sanguine circulante. C'est à travers cette surface épithéliale (dialyseur pulmonaire) à cellules aplaties, lamellaires et très minces, que se font les échanges gazeux (absorption de O et rejet de CO²) entre l'air et le sang. Quel que soit leur degré de complexité, les poumons des Vertébrés sont tous construits sur un plan identique et ils peuvent toujours être ramenés à ce schéma général : surface épithéliale dialysante extrêmement mince séparant deux courants, sanguin et aérien. Chez tous les Vertébrés, le poumon a la même origine : c'est un dérivé de l'entoderme.

Sauf chez les Ophidiens, où l'un des poumons s'atrophie par régression, les poumons sont toujours pairs. Quelles que soient leur forme définitive et leur signification, double poche branchiale pour les uns, GÖTTE (44), FOL, KATSCHENKO (64), A. WEBER (188), MAKUSCHOK (93), vessie natatoire bifurquée pour les autres, SPENGLER (163)... les poumons apparaissent comme un double diverticule de la partie antérieure céphalique du tube digestif et se développent comme une glande (14). Mais, tandis que

la suite de leur développement reste simple chez les Amphibiens, il se complique peu à peu et de plus en plus chez les Reptiles, pour atteindre son maximum de perfectionnement chez les Mammifères.

Entre le poumon si différencié du Bœuf et du Cheval, où les cavités respiratoires sont innombrables et extrêmement réduites, et le poumon sacciforme, unicavitaire et à parois lisses du Protée, il ne semble pas, à première vue, que l'on puisse établir la moindre comparaison. Il s'agit là pourtant du même organe, ayant, dans les deux cas, même origine, même signification morphologique et même valeur fonctionnelle ; mais, tandis qu'il est resté très simple et comme à l'état d'ébauche chez le Protée, il s'est compliqué chez le Cheval et le Bœuf par la formation de plis et de replis se répétant pour ainsi dire à l'infini, de telle sorte que, chez ces derniers, le poumon est en réalité composé d'une quantité considérable de petits poumons simples comme celui du Protée. C'est un perfectionnement, dont la progression semble bien suivre une marche parallèle à celle de l'activité respiratoire et qui est destiné à porter au maximum l'étendue de la surface où s'effectuent les échanges entre l'air et le sang. Mais, petite ou grande, simple ou composée, cette surface garde toujours sa même signification et répond toujours au même schéma général de la respiration tel qu'il est établi fondamentalement chez tous les Vertébrés.

II. Le poumon dans la Série, Morphologie générale

Dans la série des Vertébrés, à mesure que la fonction respiratoire devient plus active, l'organisation du poumon devient graduellement plus complexe. L'étude de chacune de ces étapes va nous montrer, en nous plaçant au seul point de vue de la morphologie générale et en laissant systématiquement de côté le problème de l'évolution des êtres, quelle série presque ininterrompue de types on peut rencontrer en remontant des formes les plus simples aux formes les plus compliquées. Elle nous aidera, de plus, à comprendre la constitution, si complexe à première vue, du poumon des Mammifères, le plus élevé en organisation, ainsi que la valeur morphologique réelle de chacune de ses parties constituantes.

RENAUT (143) a nettement établi sur des exemples heureusement choisis, pour la plupart empruntés à MILNE EDWARDS, les différentes modalités morphologiques de l'appareil pulmonaire dans la Série. Il a employé, dans sa description, une terminologie qui n'est plus absolument conforme aux travaux, plus récents de LAGUESSE (80) et d'HARDIVILLER (82) sur le poumon des Mammifères. Telle qu'elle est, sa classification n'en reste pas moins parfaitement valable au double point de vue morphologique et fonctionnel, et nous l'adopterons en pro-

posant, toutefois, quelques légères modifications dans les dénominations employées.

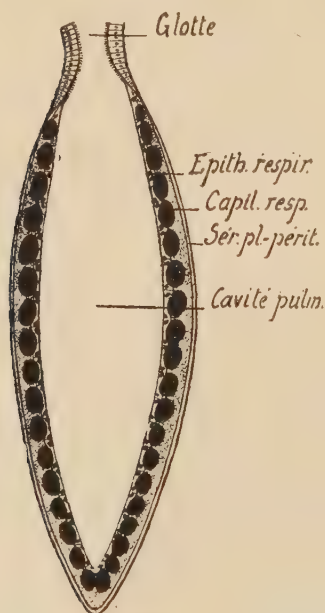


FIG. 1

Schéma du poumon du Protée (*Proteus anguinus* Laur.). Poumon unialvéolaire. D'après J. RENAUT.

1. POUMON UNIALVÉOLAIRE. — Chez le Protée (*Proteus anguinus* L.), amphibien inférieur caractérisé par la persistance des branchies à tous les âges (Pérennibranches), les poumons sont constitués par deux sacs membraneux, minces et allongés, qui s'ouvrent en avant, sur le plancher du pharynx, par un orifice commun, la *glotte* (Fig. 1). La face interne de la paroi pulmonaire, parfaitement lisse et sans la moindre plicature, est revêtue par l'épithélium respiratoire caractéristique. La face externe est tapissée par l'épithélium endothéliforme de

la cavité pleuro-péritonéale. Entre ces deux plans épithéliaux et limitée par eux, se trouve une mince lame de tissu conjonctif, à l'intérieur de laquelle s'étale le réseau des capillaires pulmonaires.

Chaque poumon comprend donc, de dedans en dehors : a) un plan épithélial (*surface respiratoire*) ; b) un plan de capillaires sanguins (*appareil hématophore*) ; c) un plan séreux

(*épithélium endothéliforme* de la cavité viscérale). « Une telle cavité pulmonaire sans plicatures endogènes, ni exogènes, à surface interne continue, lisse et unie, constitue un *alvéole*. Nous considérerons donc le poumon du Protée comme formé d'un seul alvéole et nous l'appellerons *poumon alvéolaire*. » (RENAUT, 144, p. 498).

Le poumon des Tritons est, lui aussi, formé par deux sacs uniques et à parois lisses, mais présentant toutefois un système vasculaire beaucoup plus développé. Aussi RENAUT le plaçait, dans sa classification, à côté de celui du Protée. Certains auteurs, cependant, Thomas WILLIAMS (192), C.-J. EBERTH (33), E. SUCHARD (110), ont voulu voir dans les légères saillies que les vaisseaux (artère et veine, artérioles et veinules pulmonaires, font, dans son intérieur, comme un commencement d'alvéolisation. Aussi regardaient-ils le poumon des Tritons comme une forme intermédiaire entre celui du Protée et celui de la Sirène (1).

2. POU MON MULTIALVEOLAIRE. — Il est facile de concevoir que plus la respiration deviendra active, plus la masse de sang, appelée à entrer en contact avec l'air dans un même temps, devra être considérable. Ce résultat sera obtenu chez les êtres les plus élevés en organisation, Mammifères et Oiseaux, par la combinaison des deux processus suivants : 1° accroissement de la vitesse du courant sanguin dans les capillaires pulmonaires ; 2° augmentation de l'étendue de la surface de contact aéro-sanguin. C'est ce dernier procédé qui apparaît le premier et nous le voyons déjà recevoir un commencement de réalisation chez un autre pérennibranche : la Sirène.

(1) On sera peut-être surpris de trouver, assez souvent au cours de ce travail, pour désigner une espèce et même parfois un groupe plus ou moins important, un terme générique vague comme : La Sirène, la Grenouille, la Tortue, etc., sans référence scientifique, ni nom d'auteur. Dans ces cas, nous n'avons fait que reproduire ce que nous avons trouvé dans la littérature, en nous gardant d'une précision qui eût été évidemment souhaitable, mais qu'il ne nous appartenait pas de donner.

En ce qui nous concerne, nous avons toujours désigné les espèces que nous avons personnellement étudiées par le nom français, suivi du nom scientifique et de celui de l'auteur.

Le poumon de la Sirène (Fig. 2) est, en effet, construit sur le même type que celui du Protée ; mais, ainsi que l'a montré H. MILNE EDWARDS (109), sa paroi subit une série de reduplications ou plicatures internes limitant une quantité de petites fossettes contiguës, venant s'ouvrir dans la cavité centrale

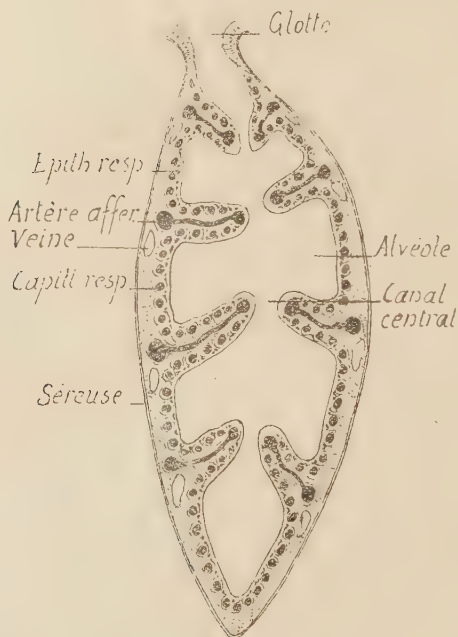


FIG. 2

Schéma du poumon de la Sirène (*Siren laceratina* L.). Poumon multialvéolaire. D'après J. RENAUT.

commune du sac pulmonaire. C'est, au sens de RENAUT, un mode de multiplication endogène, qui présente l'avantage d'augmenter la surface respiratoire, sans augmenter pour cela le volume extérieur du poumon lui-même.

Chaque fossette est formée par un repli du plan vasculaire revêtu, sur chacune de ses faces, par l'épithélium respiratoire. Elle représente donc un poumon de Protée, autrement dit un alvéole. Au point de vue morphologique, le pou-

mon de la Sirène peut donc être homologué, en définitive, à un groupement de poumons de Protée ou encore d'alvéoles, disposés régulièrement autour d'un canal central commun, qui aboutit lui-même à la glotte. RENAUT avait nommé un tel appareil *lobulin* et il disait que le poumon de la Sirène était *lobulinaire* (143, p. 499). Nous lui donnerons le nom de *poumon multialvéolaire*. Ce terme nous semble préférable à la dénomination de poumon lobulinaire employée par RENAUT, le terme de lobulin n'ayant qu'une signification conventionnelle. L'expression « multialvéolaire » présente en plus l'avantage de

nous renseigner exactement sur la position de ce poumon par rapport au poumon unialvéolaire du Protée.

3. POUMON ACINEUX. — a) POUMON DES GRENOUILLES.
— Dans le poumon des Grenouilles (Fig. 3), deux dispositifs nou-

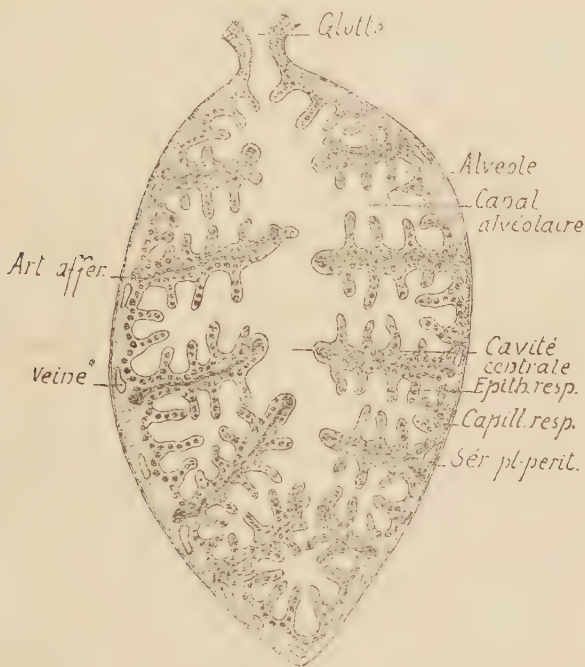


FIG. 3

Schéma du poumon des Grenouilles (*Rana esculenta* L., *R. temporaria* L.).
Poumon acineux. D'après J. RENAUT.

veaux s'observent : l'un, essentiel, qui consiste dans la formation de nouveaux plis de deuxième ordre, entés sur ceux qui correspondent aux parois des fossettes du poumon de la Sirène; l'autre accessoire, par lequel le fond de chacune de ces fossettes se boursoufle, comme par une sorte de bouillonnement exogène, pour former des bosselures à la surface externe du poumon.

Le poumon des Grenouilles a donc la constitution générale

suivante : la cavité centrale communique avec une série de diverticules pariétaux, dont la forme est assez régulièrement hexagonale et dont le fond fait une légère saillie à l'extérieur. Les parois de ces diverticules principaux se compliquent, à leur tour, par la formation de plis secondaires limitant des logettes de deuxième ordre ou alvéoles. Chacun des diverticules principaux a, de ce fait, la valeur d'un poumon multialvéolaire analogue à celui de la Sirène.

Le poumon de la Grenouille n'est donc autre chose qu'une réunion d'un grand nombre de poumons multialvéolaires disposés autour d'une cavité centrale commune. Par analogie avec ce que l'on observe dans les glandes, on a désigné une telle formation sous le nom d'*acinus*. Nous proposerons d'appeler un tel poumon : *poumon acineux*.

b) **POUMON DES LÉZARDS; APPARITION DE L'APPAREIL AÉROPHORE EXTRAPULMONAIRE.** — Le poumon du Lézard gris (*Lacerta muralis* Dum. et Bibr.) est construit sur le même type que celui des Grenouilles. C'est encore un poumon acineux formé par un groupement de fossettes multialvéolaires, entourant une cavité commune; mais il possède, en outre, un *appareil aérophore extrapulmonaire* bien différencié. Nous devons insister sur ce point que nous n'entendons parler ici que des voies aériennes extrapulmonaires (trachée et bronches). Nous verrons, en effet, quand nous étudierons le poumon des Amphibiens avec plus de détails, qu'il présente à son intérieur des régions nettement différenciées, tapissées par un épithélium à cils vibratiles et à cellules caliciformes, qui ont la valeur et la signification morphologiques de bronches intrapulmonaires véritables d'une disposition très particulière et incomplètes.

Les poumons des Amphibiens dont nous venons de parler jusqu'à présent, sont tous constitués par des sacs membraneux, simples ou plus ou moins compliqués, s'ouvrant directement sur le plancher du pharynx par un orifice commun en forme de fente antéro-postérieure : la glotte ou entrée du larynx. Peut-être cette disposition est-elle en relation avec le genre de vie de ces animaux qui vivent, soit dans l'eau, soit dans une atmosphère constamment chargée de vapeur d'eau. L'air inspiré, naturellement humidifié, peut ainsi pénétrer directement

dans les poumons sans risquer de déterminer une dessiccation fâcheuse de la surface respiratoire.

Il n'en est plus de même chez les animaux à existence uniquement terrestre. Chez eux, l'air avant d'aborder la surface respiratoire, doit s'humidifier et il le fait au contact de la muqueuse des voies aérophores. Ces canaux, dont la béance est maintenue par la présence, dans leur paroi, d'un squelette cartilagineux, sont revêtus, en effet, intérieurement, par un épithélium cylindrique stratifié à cils vibratiles, renfermant de nombreuses cellules caliciformes qui sécrètent un mucus épais et filant. Chez les Mammifères, où les voies aérophores atteignent leur plus grand degré de développement, les conduits d'un certain calibre (trachée, grosses et moyennes bronches) possèdent, en outre, de nombreuses glandes mixtes et séreuses, mais surtout séreuses (143, p. 500).

Un appareil aérophore encore très simple, comme celui du Lézard gris, comprend la *trachée* qui fait suite à la glotte et qui, après un trajet plus ou moins long, se divise en deux *bronches*, droite et gauche, aboutissant chacune à un poumon. Chez le Lézard, la bronche aborde le poumon par son extrémité antérieure ou sommet, mais n'y pénètre pas comme chez les animaux plus élevés. Elle se fend et se sépare aussitôt en deux bandelettes longitudinales fibreuses qui, accompagnées par des vaisseaux sanguins de distribution, longent chacune des faces du poumon pour se rejoindre à son extrémité postérieure. De chacune de ces bandes se détachent, à angle droit, des bandelettes secondaires qui, se divisant à leur tour toujours à angle droit, circonscrivent les orifices émissaires de cavités décomposées elles-mêmes en fossettes plus petites ou alvéoles. Ces cavités principales, dont les orifices sont ainsi maintenus béants par cette sorte de charpente fibreuse émanée de la bronche, répondent à autant de poumons multialvéolaires et leur ensemble à un poumon acineux. Le poumon du Lézard gris est donc, voies aérophores extrapulmonaires mises à part, essentiellement comparable à celui des Grenouilles.

4. POUMON LOBULAIRE SIMPLE. — a) POUMON DES TORTUES. — Chez les Tortues, contrairement à ce que nous venons de voir chez les Lézards, la bronche pénètre dans le

poumon et s'y continue, en suivant son bord interne, jusque vers son extrémité postérieure. Cette bronche (Fig. 4) présente, le long de son trajet, un certain nombre de larges orifices qui débouchent latéralement dans autant de compartiments situés les uns à côté des autres. Chacun de ces compartiments est décomposé à son tour en compartiments secondaires. Les cloisons de premier et

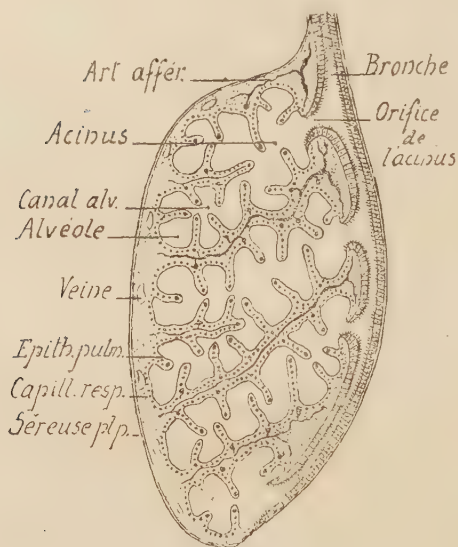


FIG. 4

Schéma du poumon de la Tortue grecque (*Testudo graeca* L.). Poumon lobulaire simple. D'après J. RENAUT.

deuxième ordre, qui forment ces chambres respiratoires, présentent elles-mêmes, un grand nombre de plis de petite taille qui délimitent de petites cavités ayant la signification morphologique et fonctionnelle d'alvéoles. Chacun des compartiments principaux a, par suite, la valeur d'un acinus pulmonaire, et le poumon des Chéloniens, formé de plusieurs acini groupés ensemble, est

un poumon multiacineux. Pour nous conformer à la terminologie employée dans l'étude du poumon des Mammifères, nous proposerons de donner à un tel appareil le nom de *poumon lobulaire simple*.

b) **POUMON DES CROCODILES.** — Les descriptions des poumons des Crocodiliens sont assez obscures. Aussi gagneraient-elles à être reprises à nouveau. Il semble, néanmoins, que l'on puisse considérer comme suffisamment exact le schéma d'organisation donné par MILNE EDWARDS (109), RENAUT (143), MILANI (106-107), OPPEL (124). Chez ces animaux, la bronche suit l'axe du poumon, au lieu d'être déjetée sur son bord interne comme chez les Tortues. Peu après sa pénétration dans le poumon,

elle perd ses cerceaux cartilagineux pour devenir simplement membraneuse et présente, sur son parcours, cinq divisions larges, mais très courtes, dont chacune pédiculise un acinus. Nous avons donc encore affaire ici à un *poumon lobulaire simple*.

5. **POUMON LOBULAIRE COMPOSÉ.** — Le poumon des Crocodiles nous a amené insensiblement à la dernière étape de la complication morphologique de l'appareil pulmonaire, réalisée par le poumon des Mammifères.

Chez ces derniers, nous avons un appareil aérophore constitué par une bronche maîtresse, ramifiée un grand nombre de fois (Fig. 5). A chacune des extrémités de cette arborisation bronchique est appendue une petite formation sacculaire qui, malgré sa complexité et ses très faibles dimensions, est comparable au poumon lobulaire simple du Crocodile.

C'est le *lobule pulmonaire*. La bronche, qui le pédiculise, porte

le nom de *bronche sus-lobulaire*. Le lobule pulmonaire des Mammifères a surtout été étudié chez l'Homme par RINDFLEISCH (144), CHARCOT (18), GRANCHER (45) et plus récemment par LAGUESSE (80) et D'HARDIVILLER (82). Son organisation générale est la suivante (Fig. 6). Une fois entrée dans le lobule, la bronche sus-lobaire devient la *bronchiole intralobulaire*. Celle-ci se divise, d'abord par fausse dichotomie, puis par dichotomie vraie, en bronches de plus en plus nombreuses et de plus en

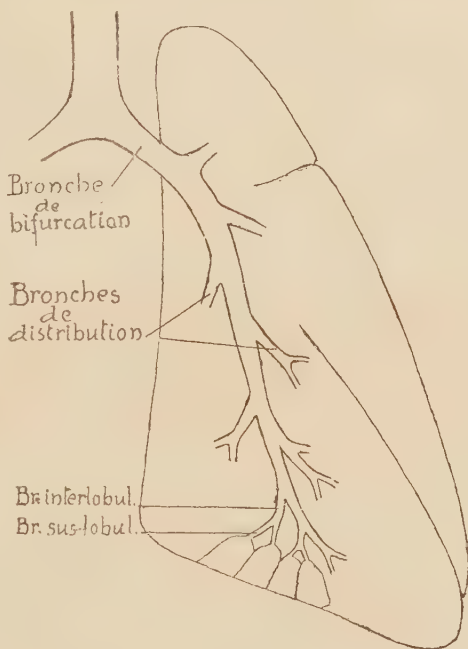


FIG. 5

Schéma du poumon de l'Homme.
Poumon lobulaire composé.

plus petites, dont les dernières sont les *bronchioles terminales*. Chaque bronchiole terminale porte elle-même, à son extrémité,

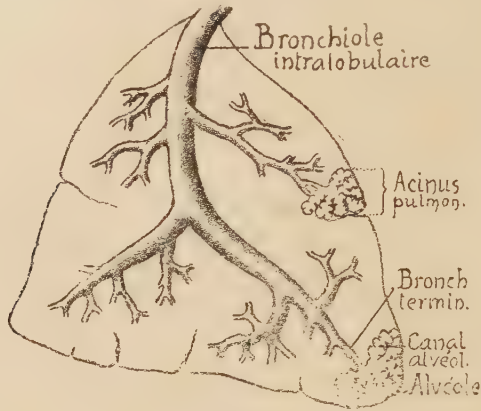


FIG. 6

Lobule pulmonaire et voies aérophores intralobulaires. Homme. Schématique

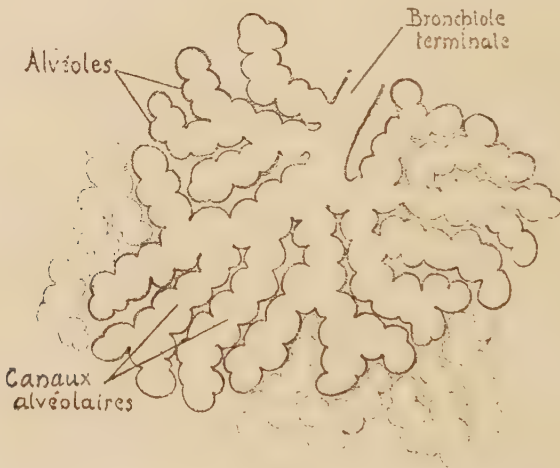


FIG. 7

Acinus pulmonaire. Homme. Schématique.

un bouquet ramifié de canaux à parois bosselées. Ce sont les *canaux alvéolaires* qui constituent la surface respiratoire. Chacun de ces bouquets a reçu le nom d'*acinus pulmonaire* (Fig. 7). Le lobule pulmonaire des Mammifères a donc bien la valeur d'un poumon unilobulaire ou lobulaire simple (Tortues, Crocodiles)

et le poumon des Mammifères est un poumon multilobulaire ou lobulaire composé.

III. Homologie des différentes parties constitutives du poumon dans la Série

En nous plaçant à un point de vue purement morphologique, abstrait et, il faut bien le dire, un peu artificiel, on peut re-

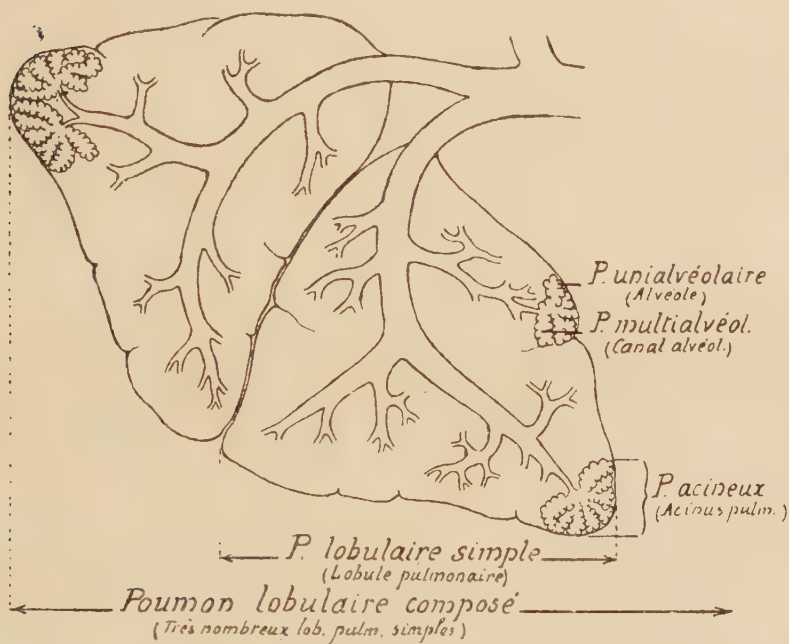


FIG. 8

Schéma représentant deux lobules d'un poumon lobulaire composé (Mammifères), montrant l'homologie de ses différentes parties constitutives, avec les différentes étapes de l'appareil pulmonaire considéré dans la Série.

garder dans une certaine mesure, le poumon des Mammifères comme résumant et groupant dans un même ensemble les différents degrés de complication croissante que présente cet organe dans la série des Vertébrés. En effet, chacune de ses différentes parties constitutives, de la plus simple à la plus complexe, rappelle avec assez de bonheur l'un des schémas établis par RENAUT. C'est ainsi que le lobule pulmonaire de l'Homme

et des Mammifères en général, peut être comparé à un poumon lobulaire simple, tel que celui des Tortues ou des Crocodiles; que chacun des acini, qui composent le lobule pulmonaire, peut être homologué à un poumon acineux, comme celui des Grenouilles ou des Lézards; que chaque canal alvéolaire représente exactement un poumon multialvéolaire de Sirène et qu'enfin, l'alvéole pulmonaire, que l'on peut considérer comme l'unité anatomique et fonctionnelle de l'appareil pulmonaire, a la valeur du poumon unialvéolaire du Protée, le plus inférieur de la Série. C'est ce que nous avons essayé de schématiser dans la figure 8.

Il n'était pas inutile de rappeler ces faits au début de notre travail. Il est facile de comprendre, en effet, que malgré sa complication apparente, un poumon, pourra toujours être ramené à un groupement plus ou moins important d'unités élémentaires ou alvéoles. Donc, pour connaître les dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire d'un animal donné, il nous suffira d'étudier la situation, l'agencement, l'importance, les rapports, le mode de fonctionnement, etc., de ces différents tissus dans l'alvéole et le conduit alvéolaire. On voit tout l'intérêt que le rappel de ces notions avait pour nous. Elles nous permettront de poursuivre notre étude dans un ordre logique et méthodique, et, les résultats une fois connus, de les comparer entre eux. Nous pourrons voir, ainsi, si les dispositions spéciales trouvées pour chacun de ces tissus répondent, comme l'architecture générale du poumon, à un plan unique et si les homologues, que nous avons pu établir au point de vue morphologique, peuvent être transposées, et dans quelle mesure, dans le domaine de la physiologie.

IV. Développement du poumon — Vessie natatoire — Sac respiratoire des Dipneustes — Pourquoi le poumon des Oiseaux ne sera pas envisagé.

On est peut-être étonné de ce que, le terme de « série des Vertébrés » revenant à chaque instant, nous ayons totalement passé sous silence les Poissons, dont la vessie natatoire des Ganoides et de nombreux Téléostéens et, plus spécialement encore, le sac respiratoire des Dipneustes, ont été regardés par

certaines comme la toute première apparition de l'appareil aérifère des Vertébrés. De même, nous avons systématiquement laissé de côté le groupe si important des Oiseaux. Le moment est venu de nous en expliquer. Mais, auparavant, il est nécessaire de rappeler sommairement comment se développent les poumons, ce qui permettra de comprendre plus aisément la valeur et la signification réelles de la vessie natatoire.

DEVELOPPEMENT DES POUMONS. — Chez les Vertébrés, l'appareil respiratoire débute par une gouttière longitudinale,

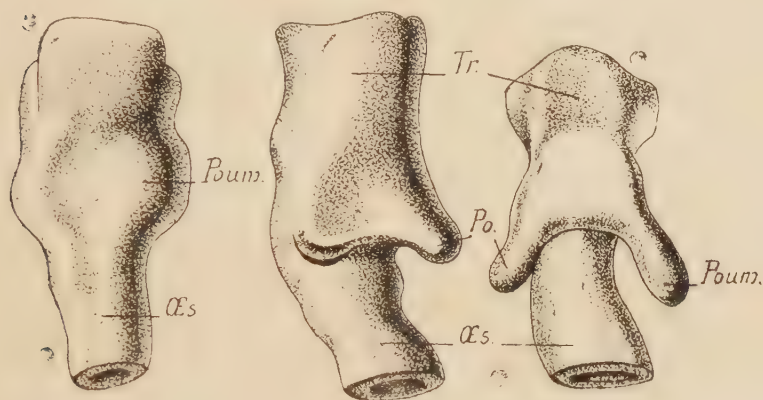


FIG. 9

Trois stades du développement des poumons chez *Emys*, d'après HOCHSTETTER (dans BRACHET). — *Tr.* trachée ; *Po.* poumon ; *Æs.* œsophage.

au niveau de la paroi antérieure de l'intestin céphalique. C'est une évagination de l'entoderme, toujours précoce et contemporaine de l'apparition de l'appareil branchial. Sa forme et sa topographie ne sont pas partout identiques. Tantôt, les évaginations, au nombre de deux se font soit sur les parties latérales [A. WEBER (188), MAKUSCHOK (93)], soit sur la paroi ventrale [A. WEBER, HOCHSTETTER (57), RÖSLER (148), SCHMIDT (155)] du pharynx, à une courte distance du sacculé hypoblastique de la dernière fente branchiale (Fig. 9). Tantôt, et c'est le cas chez la plupart des Mammifères, les zones pulmonaires pharyngiennes, tout en étant encore paires au début, convergent ventralement vers la ligne médiane, formant ainsi une gouttière médio-ventrale unique où la dualité primitive n'est

plus reconnaissable. Il y a donc « une analogie évidente entre les diverticules pulmonaires des parois latérales du pharynx et les poches branchiales hypoblastiques » BRACHET (14), (Fig. 10). Les poumons dériveraient alors d'une ultime poche branchiale. Cette conception, qui est déjà ancienne [GÖTTE (44), FOL, KATSCHENKO (64)] et a d'ailleurs été vivement combattue [GREIL (46)], a été reprise récemment par A. WEBER et MAKUSCHOK, qui l'ont étayée d'observations si précises qu'elle semble devoir s'imposer actuellement.

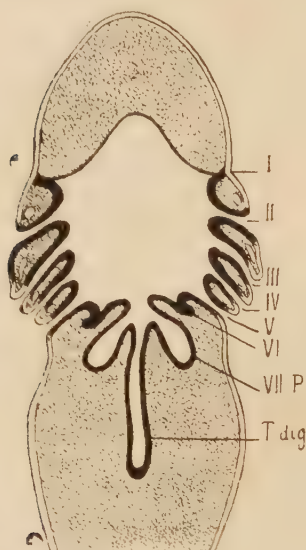


FIG. 10

Appareil branchial d'un Amphibien anoure : coupe frontale d'après MAKUSCHOK (dans BRACHET). — I-V, fentes branchiales ; VI, ébauche post-branchiale ; VII, poumon ; T. dig., tube digestif.

la trachée (HOCHSTETTER, RÖSLER, SCHMIDT) ». A partir de ce moment, les culs-de-sac, ou ailes pulmonaires, s'allongent peu à peu et, repoussant devant eux le mésenchyme et l'épithélium coelomique, viennent faire saillie dans la cavité pleuro-péritonéale.

Simple chez les Amphibiens, où les poumons se résument en de simples sacs dont les parois ne s'alvéolisent que tardivement, la suite du développement se complique chez les Reptiles, les sacs pulmonaires donnant naissance à des diverticules qui en donnent d'autres à leur tour, etc.

Chez les Mammifères, chaque diverticule pulmonaire primitif (bronche souche) s'allonge dans le mésenchyme entourant le tube digestif pour devenir le tronc bronchique axial, [NARATH (119)], d'où part, monopodiquement, une série de bourgeons ventraux et dorsaux, qui donneront des bourgeons secondaires et ainsi de suite [D'HARDIVILLER, NICOLAS et DIMITROVA (121)].

Chez les Oiseaux, le développement des poumons, très compliqué du fait de la formation des sacs aérifères, des adhérences pleuro-costales, etc. (JUILLET, LONG et LARSELLE) est très spécial et tout à fait aberrant (BRACHET).

VESSIE NATATOIRE. — SAC RESPIRATOIRE DES DIPNEUSTES. — L'idée de comparer la poche aérifère ou *vessie natatoire* que possèdent beaucoup de Poissons à l'appareil pulmonaire des Vertébrés plus élevés et de la considérer comme un organe précurseur, en quelque sorte, du mode de la respiration aérienne, n'est pas nouvelle. A ne voir les choses qu'à un point de vue purement philosophique, cette conception, pour SPENGEL (163) et quelques autres auteurs, ne paraît pas sans fondement. En effet, la vessie natatoire, qui existe chez les Ganoïdes et beaucoup de Téléostéens (les Cyclostomes et les Sélaciens n'en possèdent point), consiste essentiellement en une poche aérifère plus ou moins vaste, provenant, elle aussi, d'un diverticule du pharynx, auquel elle est unie par un canal (*canal pneumatique*) qui peut rester perméable (Ganoïdes, Physostomes) où s'oblitérer secondairement (Physoclystes). De forme et de dimensions variables, la vessie natatoire est le plus souvent impaire, mais elle peut être bifide et même double (*Pimelodus gogora*). Dans ses parois, formées de tissu fibreux et renfermant des fibres élastiques et musculaires, viennent se distribuer des vaisseaux dont les capillaires constituent les *corps rouges*. La face interne, tantôt lisse, tantôt cloisonnée, est souvent revêtue d'un épithélium à cils vibratiles qui fait suite à celui du pharynx, quand le canal pneumatique est resté perméable (190, p. 287).

On voit quels traits de ressemblance, entre cet organe et l'appareil pulmonaire le plus simple, avaient tout d'abord frappé les observateurs. Mais, son apparition toujours très

tardive (même après l'éclosion chez les Ganoïdes), son origine dans la portion la plus postérieure de l'intestin antérieur et presque toujours au niveau de la face dorsale de celui-ci (14), sa situation en arrière du péritoine et dans la partie supérieure de la cavité viscérale entre la colonne vertébrale et l'intestin, les connexions qu'il peut présenter chez certaines espèces avec l'organe de l'ouïe (WEBER, BRESCHET, VALENCIENNE), le fait qu'il n'y entre que du sang artériel qui ressort toujours à l'état de sang veineux, la constatation, enfin, que le mélange oxygène et azote que renferme cet organe est en proportions tout autres que dans l'air, toutes ces notions montrent les dissemblances nombreuses qui existent entre l'appareil pulmonaire, même le plus élémentaire, et la vessie natatoire qui n'est, semble-t-il, qu'un simple appareil hydrostatique. Toutefois, la proportion d'oxygène et d'azote qu'elle renferme n'est pas constante et BIOT (11) a montré que l'oxygène augmente à mesure que l'animal s'enfonce dans la profondeur pour diminuer ensuite quand il revient à la surface. Il se fait donc, au niveau de sa paroi, des échanges gazeux et, si l'on ne peut homologuer la vessie natatoire au poumon des Vertébrés aériens, on voit qu'il y a cependant là comme une tendance qu'il était intéressant de rappeler.

Il n'en est plus de même chez les Dipneustes, dont la vessie natatoire joue, à certains moments, le rôle d'un véritable poumon et offre une grande ressemblance avec celui des Amphibiens pérennibranches. Leur appareil aérifère est encore constitué par la vessie natatoire, impaire chez le *Ceratodus* Ag., paire chez le *Lepidosiren* Fitzg. et le *Protopterus* Owen. Cet appareil prend encore naissance au niveau du plancher du pharynx, mais sur sa face ventrale cette fois, par un diverticule toujours perméable, qui débute par une sorte de glotte et est tapissé par un épithélium à cils vibratiles faisant suite à l'épithélium bucco-pharyngien. Sa paroi interne présente de nombreux plis qui peuvent être très développés et lui donner un aspect alvéolaire et cloisonné (*Lepidosiren*). Chez le Polyptère du Nil (*Protopterus*), les sacs aérifères reçoivent un rameau des vaisseaux des derniers arcs branchiaux ; le sang, qui leur arrive, a donc été déjà oxygéné par son passage dans les branchies (143, p. 494 ; 109, p. 368). Chez les *Lepidosirens*, il n'en

est plus ainsi, une branche de l'artère branchiale leur arrive directement, amenant par conséquent du sang veineux qui s'oxygènera dans les fins capillaires du réseau alvéolaire et sera ensuite emporté par une veine efférente à l'état de sang artériel (103, p. 367 et 368 ; 143, p. 494). Nous nous trouvons donc, ici, en présence d'une respiration aérienne véritable, en tout analogue à celle des Amphibiens. Les Dipneustes, en effet, vivent dans des marais et des étangs qui sont à sec pendant l'été ; ils se retirent alors dans des trous et s'enfoncent dans la vase, où ils respirent à l'aide de leurs « pseudo-poumons » (RENAULT). Mais cette respiration aérienne transitoire reste incomplète et réduite au rôle vicariant, la prépondérance restant à la respiration branchiale, la seule mise en usage lorsque ces animaux sont dans l'eau.

Il n'existe plus, actuellement, que quelques espèces de Dipneustes (le *Ceratodus Forsteri* Krefft en Australie, le *Lepidosiren paradoxa* Fitzg. dans l'Amazone et le *Protopterus annectens* Owen dans l'Afrique tropicale), qu'il est certainement très difficile de se procurer et dont il doit être encore plus difficile de se faire expédier l'appareil aérifère dans de bonnes conditions de prélèvement et de fixation. Aussi, quelque intéressant qu'il eût peut-être été pour nous, en nous plaçant à un point de vue général et plutôt philosophique, de jeter un coup d'œil sur la charpente musculaire et élastique de cet appareil, nous ne pouvions y songer.

Disons cependant que, chez ces animaux, les sacs aériens sont constitués par une enveloppe fibreuse, parsemée de grosses cellules étoilées à pigment et tapissée intérieurement par un épithélium à cils vibratiles (87 bis). Ils sont pourvus d'une tunique musculaire complète (*Protopterus*) ou formant, au niveau des cloisons pariétales (*Lepidosiren*), de solides travées de fibres musculaires lisses, proportionnées aux dimensions des cloisons et surtout développées au niveau de leur bord libre (SCHULZE). On retrouve cette même disposition dans la vessie natatoire à paroi alvéolaire de certains Poissons [Lepisostée (109, p. 369)].

POUMON DES OISEAUX. — Il nous faut maintenant dire pourquoi, lorsque nous avons étudié la morphologie générale

de l'appareil pulmonaire, nous n'avons pas parlé des Oiseaux et pourquoi nous continuerons à les laisser de côté au cours de ce travail.

Chez les Oiseaux où tout, aussi bien dans leur organisation interne que dans leur forme extérieure, est subordonné à la propriété qu'ils ont de voler, les poumons ne pouvaient échapper aux conséquences d'une adaptation aussi particulière. D'où leur aspect, de prime abord, tout différent de ce que nous avons vu jusqu'ici. Leur caractère le plus remarquable, au point de vue de cette adaptation, est la présence de vastes *sacs aériens*, qui leur font suite et envoient des prolongements fort loin, jusque dans les os. Adhérents à la voûte de la cavité thoracique, extrêmement rigide, sur laquelle ils se moulent, les poumons des Oiseaux sont incapables de mouvements d'expansion et de retrait analogues à ceux des Mammifères, d'autant que leur diaphragme, réduit à de simples cloisons membraneuses [SAPPEY (152)], est incomplet et encore très rudimentaire. Ils ne peuvent, de ce fait, subir que de très petites variations de volume. Leur ventilation doit donc être réalisée autrement, par le jeu de ces sacs aériens qui se gonflent et se dégonflent alternativement sous l'action des muscles des parois, de la paroi abdominale principalement.

Même dissemblance au point de vue structural entre le poumon des Oiseaux et celui des autres Vertébrés. Chez les Oiseaux, chaque poumon présente une bronche principale ou *bronche primaire* qui s'étend de la face ventrale de l'organe jusqu'à son extrémité postérieure. De ce tronc principal partent des bronches de deuxième ordre dirigées, les unes vers la face inférieure du poumon (*bronches divergentes*), les autres vers la face supérieure (*bronches dorsales*). Ces bronches dorsales et divergentes donnent enfin naissance aux dernières ramifications bronchiques ou *parabronches*, qui ne se terminent pas par des canaux alvéolaires individualisés comme chez les Mammifères (R. WIEDERSHEIM). Elles sont perforées, le long de leur trajet et sur toute leur surface cylindrique, par des ouvertures contiguës, comparables à des becs de flûte (OGAWA). Ces ouvertures aboutissent à un système de canaux aériens anastomosés formant, tout autour de la parabronche, une sorte de

réseau très serré dont les travées sont remplies par les capillaires sanguins (*parenchyme pulmonaire*). Pour les uns, [JUILLET (62)], ces canaux aériens sont tapissés par un épithélium véritable; pour d'autres [OGAWA (122)], cet épithélium existerait bien au niveau des vestibules partant des parabronches, mais il s'arrêterait au bord même de ces vestibules et cesserait tout à fait d'exister sur les capillaires sanguins, qui baigneraient ainsi directement dans l'air. Cette dernière opinion n'est pas sans avoir rencontré des contradicteurs [OPPEL (124)], et la question est encore loin d'être tranchée.

En ce qui concerne le développement du poumon des Oiseaux, BRACHET se borne à dire que sa complication est extrême et il n'entre pas « dans le détail de ce développement tout à fait aberrant et d'intérêt très spécial. »

On le voit, que l'on aborde la question du point de vue de l'anatomie, de l'histologie, de la physiologie ou de l'embryologie, les poumons des Oiseaux sont tout à fait différents de ceux des autres Vertébrés. Ce fait était, d'ailleurs, facile à prévoir, étant donnée la situation très particulière qu'occupe ce groupe dans la Série, en dehors d'elle pourrait-on dire. Proches parents des Reptiles, avec lesquels ils présentent de nombreux points de contact, au point que HUXLEY les avait réunis sous le même nom de Sauropsidés, ils n'ont rien de commun avec les Mammifères. Que l'on se place, avec les transformistes, au point de vue de l'évolution phylogénique des êtres ou que l'on s'en tienne, avec quelques auteurs récents (VIALLETON, 188), à des analogies de formes et d'adaptations fonctionnelles progressivement croissantes, obéissant à des lois encore mal connues, il apparaît nettement que, si Mammifères et Oiseaux présentent, pris séparément, de nombreux traits de ressemblance avec les Reptiles, ils n'en ont pour ainsi dire pas entre eux; il en résulte qu'il est impossible de placer les Oiseaux, qui forment un groupe très homogène, mais tout à fait à part, entre les deux autres classes : Mammifères et Reptiles. La Série diverge donc à partir des Reptiles en donnant deux branches : d'un côté les Oiseaux, de l'autre les Mammifères; et l'on pourra laisser de côté, à volonté, l'un ou l'autre de ces deux groupes, sans l'interrompre ou la morceler pour cela.

Ce n'est pas que l'on ne puisse, en aucun cas, homologuer les réseaux aériens intercommunicants du parenchyme pulmonaire des Oiseaux avec les conduits alvéolaires nettement séparés et individualisés des Mammifères. Il est reconnu, en effet, que, très souvent chez ces derniers, les alvéoles peuvent communiquer à travers la mince cloison conjonctive qui les sépare. Une telle disposition se trouve généralisée chez le Hérisson, la Chauve-souris, la Taupe, chez lesquels, on n'aurait même jamais pu déceler un revêtement épithélial sur les parois alvéolaires (1). On aurait donc ainsi chez ces animaux une disposition en tout comparable à celle des Oiseaux [MARCHAND (98), OGAWA].

Malgré ces quelques faits, exceptionnels et d'ailleurs discutés, nous n'entreprendrons pas l'étude des formations musculaires et élastiques du poumon des Oiseaux. Nous limiterons nos recherches aux Amphibiens, aux Reptiles et aux Mammifères, chez lesquels la complication de l'appareil pulmonaire est réellement progressive et continue, ce qui aura l'avantage de nous donner des résultats comparables entre eux. Mais auparavant, il nous faut dire un mot de la technique que nous avons employée.

V. Technique générale

Elle a compris les divers temps (*prélèvement, fixation, inclusion*, etc.) de toute technique histologique.

PRELEVEMENT. — En dehors de quelques exceptions très rares, nous avons pu traiter des organes prélevés immédiatement après la mort, par conséquent favorables à l'étude histologique. L'expérience ayant montré à G. DUBREUIL qu'il y a intérêt à observer des poumons modérément distendus, nous nous sommes attaché à réaliser cette condition chaque fois que cela fut possible, en fait, dans presque tous les cas. Nous avons dû faire varier notre technique avec les dispositions anatomiques propres à chaque groupe et même à chaque espèce.

(1) Voir note (1) page 17.

a) AMPHIBIENS. — Chez les Amphibiens, les poumons peuvent être quelquefois trouvés déjà moyennement gonflés à l'ouver-

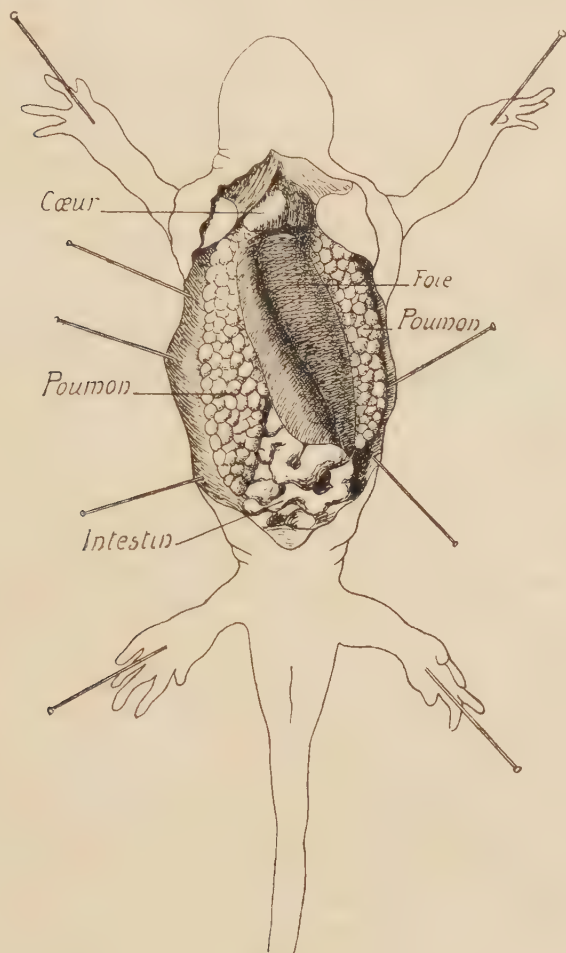


FIG. 11

Prélèvement des poumons de la Salamandre maculée, *Salamandra maculosa*, Laur. Les poumons ont été trouvés, à l'ouverture du corps, naturellement gonflés.

ture du corps (Fig. 11). Ils sont alors liés le plus haut possible, sectionnés au-dessus de la ligature, séparés par une dissection parfois très délicate, par décollement progressif d'avant en arrière, du mésenchyme et des organes voisins et, après libé-

ration, portés dans le liquide fixateur où, lestés par un poids, ils sont maintenus immergés.

Le plus souvent, les poumons sont rétractés, complètement revenus sur eux-mêmes et plus ou moins masqués par le cœur, les vaisseaux, l'œsophage. Il faut alors les insuffler légèrement

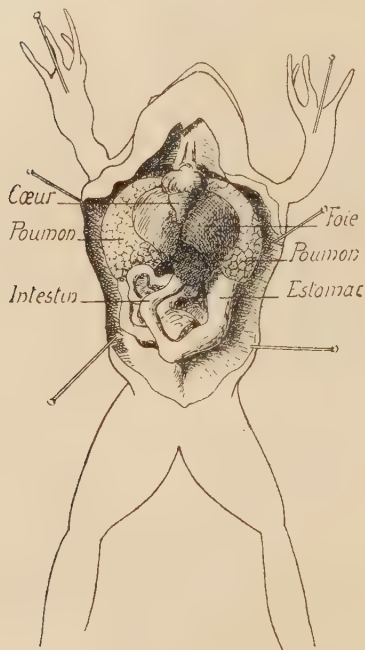


FIG. 12

Prélèvement des poumons de la Grenouille commune, *Rana esculenta* L. Les poumons ont été insufflés au moyen d'une pipette introduite dans la glotte.

au moyen d'une canule ou d'une pipette introduite dans la glotte, le reste de l'opération étant continué comme précédemment (Fig. 12). Il est commode de mettre la ligature en place, sans la serrer, avant de commencer l'insufflation.

A noter que les poumons des Amphibiens, s'ouvrant directement dans la glotte par un orifice commun, sans l'intermédiaire d'un conduit aéropneure nettement différencié, il faut placer la ligature le plus haut possible, ce qui n'est pas toujours facile ; aussi, très souvent, avons-nous été obligé de lier et d'enlever chaque poumon séparément.

Chez les Tritons, les poumons sont très difficiles à insuffler en raison du faible calibre de la glotte et de sa

situation très postérieure, et nous n'avons pu prélever, dans de bonnes conditions, que ceux que nous avons trouvés gonflés naturellement à l'ouverture du corps.

b) REPTILES. — Chez les Sauriens, la cavité viscérale est ouverte, les poumons sont ensuite insufflés modérément au moyen d'une fine pipette, introduite dans la trachée mise à nu et sectionnée le plus haut possible ; ligature de la trachée ; puis, trachée et poumons sont enlevés d'avant en arrière et plongés dans le fixateur (Fig. 13).

Chez les Ophidiens [Couleuvre à collier (Fig. 14), Vipère aspic], nous n'avons pas osé disséquer le poumon par crainte de l'endommager, car il est très adhérent aux organes voisins, œsophage, estomac, foie et, de plus, faiblement fixé à la paroi par du tissu cellulaire lâche. Nous avons préféré insuffler d'abord le poumon laissé en place, puis ouvrir largement le corps de l'animal et immerger le tout dans le liquide fixateur.

Pour les Chéloniens (Fig. 15), on sectionne le plastron, à la scie et au ciseau à froid, au niveau des plaques pectorales et abdominales et on le désinsère sur son pourtour pour l'enlever. Le cœur et les viscères (foie, estomac, intestin) sont extraits à leur tour et on arrive sur les poumons recouverts par la séreuse pleuro-péritonéale. Ensuite, le péritoine et le périoste de la carapace sont incisés le long du bord externe de chaque poumon sur toute la longueur de ce dernier (110) ;

ce temps, très important, facilitera la dilatation des poumons lors de l'insufflation. Puis, section de la trachée, insufflation, ligature. Ne pouvant décoller sans accident, même en procédant très prudemment, les poumons qui sont, comme on le sait, très fortement adhérents au périoste de la carapace sur toute leur surface supérieure, l'animal, partiellement éviscéré, est porté dans un cristalliseur renfermant le fixateur et la dissection n'est achevée qu'après la fixation complète.

c) MAMMIFÈRES. — Pour les petits Mammifères tels que Souris, Musaraigne, Chauve-souris, etc., le sujet ouvert et la trachée sectionnée, les poumons sont enlevés d'un bloc, ce qui est facile. Ces organes sont ensuite légèrement insufflés et, après ligature de la trachée, portés *in toto* dans le liquide fixateur.

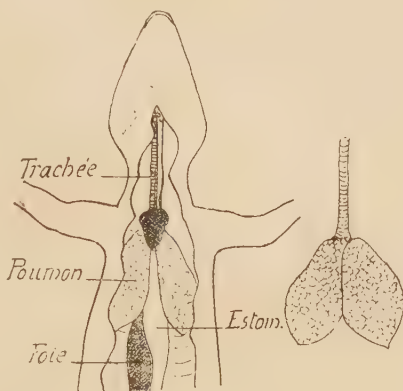


FIG. 13

Prélèvement des poumons du Lézard gris,
Lacerta muralis Dum. et Bibr.

Pour les gros Mammifères tels que Cheval, Bœuf, Mouton, etc., le prélèvement n'offre pas la moindre difficulté, mais,

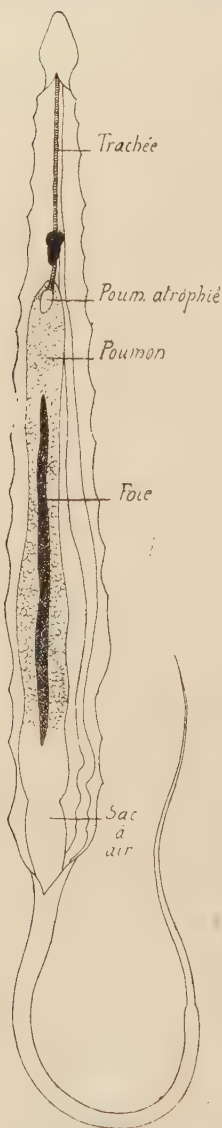


FIG. 14

Prélèvement du poumon
de la Couleuvre à
collier, *Tropidonotus*
natrix Dum. et Bibr.

étant donné le volume de la masse à fixer, il faut injecter directement le fixateur par la trachée ou une grosse bronche jusqu'à ce que le poumon atteigne un degré de distension convenable (28). Voici la technique recommandée par G. DUBREUIL (29) et qu'il a employée pour l'étude des artérioles à sphincters multiples du poumon du Bœuf : « le poumon total ou un des poumons d'un bœuf est recueilli sur l'animal qu'on vient de sacrifier. On adapte une forte canule à la trachée ou à une des bronches de bifurcation et on fait pénétrer progressivement dans le poumon une certaine quantité du liquide fixateur, sous une pression de quelques décimètres d'eau. L'organe peut être plongé dans un bac d'eau ou, mieux, du liquide choisi. On poursuit l'opération jusqu'à distension complète ; si quelques régions se remplissent mal, on fait quelques massages en surface ou on fouette avec la main les zones flasques. Dans ces conditions, la fixation est très rapide, soit avec le formol à cinq pour cent (recommandé), soit avec le bichromate de potasse à trois pour cent. Après vingt-quatre ou quarante-huit heures, on prélève, avec un couteau bien tranchant, des cubes de parenchyme pulmonaire, dont la fixation s'achève en quelques jours dans le fixateur choisi. »

Les poumons humains ont été prélevés de la même manière sur des cadavres de suppliciés et proviennent de la collection

du Laboratoire d'anatomie générale et d'histologie de la Faculté de Médecine de Bordeaux.

FIXATION — G. DUBREUIL a employé, pour ses recherches sur les sphincters lisses plexiformes du poumon des Mammi-

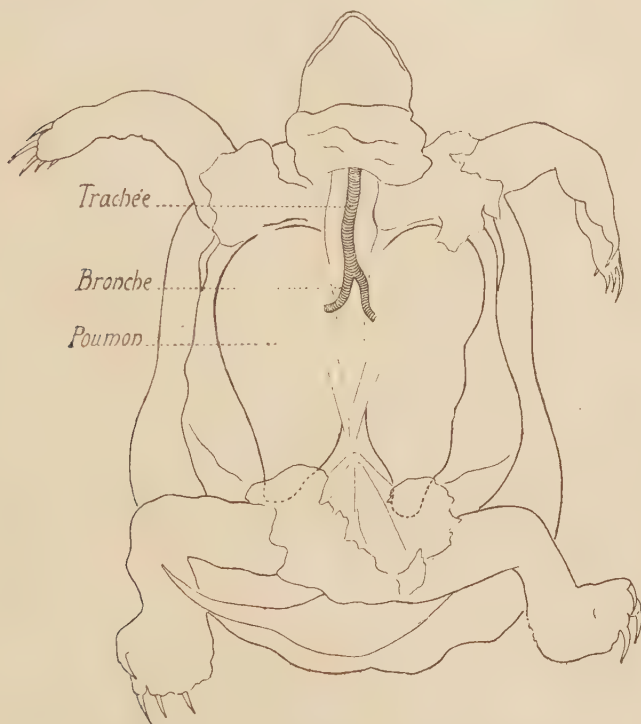


FIG. 15

Prélèvement des poumons de la Cistude d'Europe,
Cistudo Europæa Dum. et Bibr.

fères, le formol à 5 % et le bichromate de potasse à 3 %. Nous nous sommes servi, exclusivement ou presque, du formol à 5 % qui est plus rapide que le bichromate, fixe bien le muscle et est en même temps un bon fixateur général pour les observations morphologiques. La durée de fixation des pièces a varié suivant leurs dimensions : quatre jours pour les poumons des petits animaux, Tritons, Grenouilles, etc. ; dix jours pour les poumons volumineux, Bœuf, Mouton, Cheval, etc. Il est absolument nécessaire d'obtenir une immersion complè-

te des objets dans la solution formolée. Nous avons tenu à ne pas prolonger plus longtemps la fixation, ce qui aurait pu rendre les colorations difficiles.

Une fois sorties du fixateur, les pièces, après lavage soigné à l'eau, sont portées et conservées dans l'alcool à 80° jusqu'au moment de l'inclusion. Dans les poumons de gros volume, on a pris, à différents étages (hile, région moyenne, région sous-pleurale, etc.), des blocs convenablement orientés, de forme cubique et mesurant un à deux centimètres de côté.

INCLUSION. — Dans les poumons qui, en raison de la densité de leur parenchyme et de la complexité de leur organisation, renferment toujours une grande quantité d'air, il est indispensable de chasser celui-ci, si l'on veut obtenir une bonne inclusion. Nous avons donc toujours soumis ces pièces à l'action du vide, jusqu'à cessation complète de tout dégagement gazeux (10). Ce résultat est généralement obtenu en réalisant, à quatre ou cinq reprises, une dépression de soixante-dix centimètres environ.

Nous avons adopté, pour nos inclusions, la *celloïdine*, ce procédé convenant parfaitement au tissu pulmonaire, particulièrement délicat, et permettant d'obtenir des coupes en série peu fragiles et facilement maniables.

COUPES ET COLORATION. — Les coupes ont toujours été faites en série de 50, 100 et, parfois même, 200. Leur épaisseur a varié de 10 à 50 et, quelquefois même, 100 microns, l'épaisseur la plus favorable pour l'observation nous ayant paru être de 10 à 30 microns pour le tissu musculaire, de 50 microns pour le tissu élastique.

Pour l'étude du tissu musculaire et du parenchyme pulmonaire en général, nous avons coloré les préparations, presque exclusivement, par la double coloration *hématéine-éosine*. Il est avantageux et même nécessaire, pour avoir des différenciations précises, d'utiliser une solution d'éosine faible (1 p. 1.000), dans laquelle les coupes colorées à l'hématéine séjournent vingt-quatre heures. Les fibres musculaires lisses sont roses et faciles à reconnaître, grâce à leur noyau caractéristique en forme de bâtonnet et coloré en bleu violet par l'hématéine. Dans

certains cas et dans un but de contrôle, nous avons employé la coloration *hématéine-picro-ponceau* ou la *méthode de Mallory*, qui permettent une différenciation plus élective du tissu conjonctif.

Les fibres élastiques ont été mises en évidence, tantôt par la *fuchsine ferrique* qui les colore en bleu violet sombre, tantôt par la *safranine ferrique* qui les teint en rouge, les parties collagènes restant incolores ou se teignant très légèrement.

Chez quelques Amphibiens (Salamandre maculée, Alyte accoucheur), les poumons renferment de nombreuses cellules à pigment ou *chromatophores* qui, sur les coupes épaisses et les étalements, peuvent gêner les observations. Nous avons été ainsi amené, assez rarement d'ailleurs, à dépigmenter coupes et lames pulmonaires et nous nous sommes adressé pour cela au *procédé de Mayer*, tel que l'a employé E. GRYNFELT pour l'étude du muscle dilatateur de la pupille chez les Mammifères (47).

PREPARATIONS PAR ÉTALEMENT. — Les coupes en série nous ont permis de nous rendre compte de la topographie des poumons que nous avons examinés. Nous avons pu ainsi nous représenter dans l'espace, avec une approximation suffisante, la disposition et l'orientation des différentes parties constitutives du parenchyme pulmonaire et, plus spécialement, des formations élastiques et musculaires.

Pour les poumons élémentaires, réduits à un sac unique à paroi mince, cloisonnée ou non, nous avons contrôlé nos résultats en étalant sur lame de verre des fragments de paroi pulmonaire colorés et montés ensuite dans le baume, en évitant autant que possible d'écraser le tissu entre la lame et le couvre-objet. Ces étalements ont été colorés suivant les méthodes indiquées ci-dessus. Nous avons ainsi obtenu, en examinant les préparations soit au microscope binoculaire, soit tout simplement à un assez faible grossissement, des vues d'ensemble parfois un peu grossières, mais souvent très belles, toujours suffisamment démonstratives pour nous renseigner sur l'aspect général des diverses cavités respiratoires, ainsi que sur la répartition et l'ordonnance des réseaux musculaires et élastiques dans leurs parois.

ICONOGRAPHIE. — Nous avons fait la plupart de nos dessins avec l'appareil à dessiner d'EDINGER amélioré, sur les indications du Professeur G. DUBREUIL, par le docteur RUBENTHALER. Pour les faibles et moyens grossissements, cet appareil, d'un maniement beaucoup plus facile que celui de la chambre claire, permet de relever les contours et même de très nombreux détails avec une très grande précision.

Dans certains cas, nous nous sommes adressé à la microphotographie en raison de la valeur documentaire qui s'attache à ce genre d'illustration et tenons à remercier le Professeur G. DUBREUIL, qui a bien voulu mettre son instrumentation à notre disposition et nous faire bénéficier de sa compétence très grande en cette matière.

CHAPITRE II

POUMON DES AMPHIBIENS : MORPHOLOGIE GÉNÉRALE ET STRUCTURE ; HISTOLOGIE ; MOUVEMENTS RESPIRATOIRES — DISPOSITIFS MUSCULAIRE ET ÉLASTIQUE : HISTORIQUE ; ÉTUDE ET DESCRIPTION DE CES DIFFÉRENTES FORMATIONS CHEZ QUELQUES ESPÈCES — VUE D'ENSEMBLE ET RÔLE FONCTIONNEL.

Pour prendre une connaissance aussi exacte que possible des dispositifs musculaire et élastique des poumons des Amphibiens, voir comment ils se disposent et s'orientent dans l'espace, discuter leur rôle physiologique probable, il faut tout d'abord connaître, d'une façon sommaire mais suffisante, l'architecture et la structure de ces organes, ainsi que leur comportement mécanique dans la respiration. En effet, on ne dis-
sèque pas dans le vide; pour pénétrer dans ses détails une structure quelconque et en apprécier la signification, il faut pouvoir la situer dans l'ensemble de l'organe dont elle fait partie. Nous décrirons donc rapidement les principaux types d'appareils pulmonaires que l'on rencontre chez les Amphibiens et nous entreprendrons ensuite l'étude de leurs muscles et de leurs réseaux élastiques qui nous intéressent plus particulièrement.

I. Poumons des Amphibiens

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE ET STRUCTURE. — Chez les Amphibiens, à l'état adulte, les poumons existent toujours, soit seuls (Salamandrinae, Anoures), soit concurremment avec les branchies (Pérennibranches). Ce sont les poumons les plus

simples; ils consistent en deux sacs membraneux à paroi extrêmement mince, lisse ou cloisonnée intérieurement et parcourue par des vaisseaux sanguins; ils s'ouvrent presque directement dans la cavité pharyngienne par un orifice commun, la glotte.



FIG. 16

Poumons du Protée (*Proteus anguinus* Laur.) et du Ménobranche latéral (*Menobranchius lateralis* Say.) d'après WIEDERSHEIM. — Le point noir marque l'orifice pulmonaire.

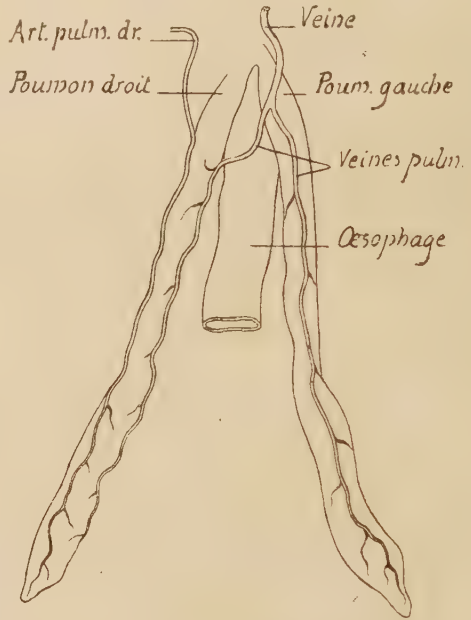


FIG. 17

Poumons de *Triton punctatus* Dum et Bibr. — Face ventrale. Dessin fait à la loupe, après injection vasculaire et dissection dans l'alcool au tiers. D'après E. SUCHARD.

Les poumons les plus inférieurs de la Série sont ceux du Protée (*Proteus anguinus* Laur.) et du Ménobranche latéral (*Menobranchius lateralis* Say.) (1). Ce sont deux sacs membraneux, étroits, très allongés, étranglés en leur partie moyenne (Fig 16); leur face interne ne présente aucune trace de cloisonnement et leur réseau vasculaire est relativement peu abondant (24-190, p. 295). Ils débouchent directement dans la glotte par un orifice unique. Comme nous l'avons déjà dit, le poumon du Protée, ainsi que celui de tous les Amphibiens et

(1) *Menobranchius* Harl. = *Necturus* Raf.

on pourrait même dire de tous les Vertébrés, comprend de dedans en dehors : un plan épithélial (dialyseur pulmonaire), un plan vasculaire (appareil hématophore), un plan séreux (séreuse pleuro-péritonéale) [143, p. 498] (Fig. 1).

Les poumons des Tritons (*Triton* Laur.) se présentent aussi sous la forme de sacs transparents, étroits, allongés, légère-

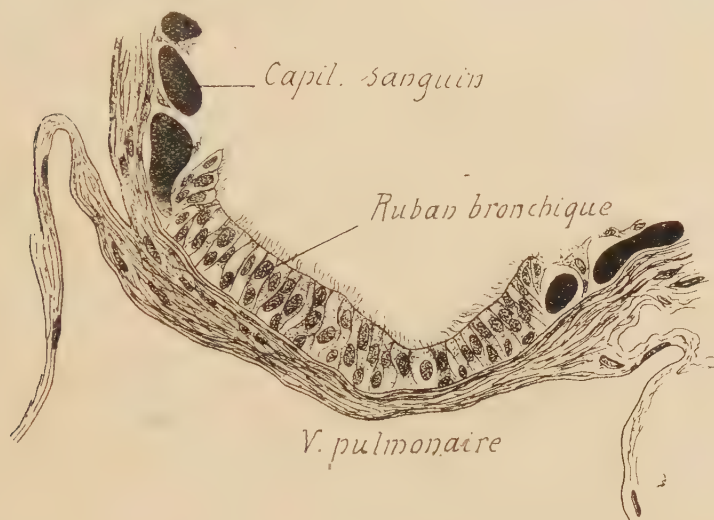


FIG. 13

Ruban bronchique de *Triton cristatus* Laur. en coupe transversale. — Les vaisseaux sanguins ont été injectés au bleu à la gélatine. Fort grossissement. D'après E. SUCHARD.

ment étranglés en leur milieu (Fig. 17) et ils diffèrent peu suivant les espèces : *Triton cristatus* Laur., *palmatus* Schn., *punctatus* Dum. et Bibr. [E. SUCHARD (170)]. Ils aboutissent à une cavité commune qui, pour WIEDERSHEIM, n'est pas un larynx véritable puisqu'on n'y trouve pas de cordes vocales; d'après SUCHARD, on est autorisé à comparer, dans une certaine mesure, cette cavité, dont la charpente est formée de quatre pièces cartilagineuses, à une trachée et il la nomme cavité trachéale. Un grand nombre d'auteurs, SPALLANZANI (132), MECKEL (103), CUVIER, DUVERNOY (32), SIEBOLD et STANNIUS (160), MILNE EDWARDS (109), F.-E. SCHULZE (159), J. RENAUT (143), E. LAGUESSE (80), décrivent leur face interne comme parfaitement lisse et

dépourvue, comme chez le Protée, de toute plicature. La paroi pulmonaire est cependant plus vasculaire que chez le Protée [MILNE EDWARDS]. Chaque poumon est longé, sur son côté interne par une veine et sur son côté externe par une artère; de l'artère partent à angle droit des artérioles qui se résolvent en capillaires, lesquels sont ensuite repris par des veinules aboutissant à la veine. La paroi de chaque poumon se trouve donc parcourue par un réseau d'artérioles et de veinules qui, pour

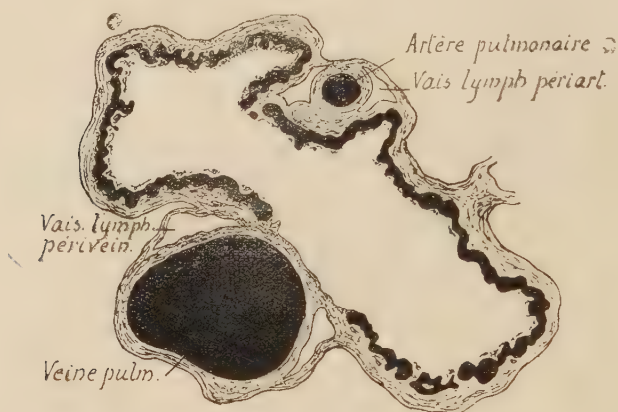


FIG. 19

Poumon de *Triton palmatus* Schn. — Coupe transversale au voisinage de sa racine, après injection des vaisseaux sanguins au bleu. Faible grossissement. D'après E. SUCHARD.

quelques auteurs, Th. WILLIAMS (192), E. SUCHARD (170, p. 55), soulèveraient légèrement leur face interne, réalisant ainsi un commencement d'alvéolisation.

Th. WILLIAMS a signalé, sur le trajet des vaisseaux principaux, des traînées de cellules à cils vibratiles et caliciformes, en continuité avec les éléments de l'épithélium pharyngien et ayant la signification de cellules bronchiques. Pour EBERTH, ces formations siègeraient seulement le long de la veine pulmonaire, tandis qu'elles escorteraient l'artère du même nom d'après KÖNIGSTEIN. Reprenant la question, E. SUCHARD (169) a retrouvé en 1900 cette même bande de cellules différenciées, qu'il a décrite l'année suivante sous le nom de *ruban bronchique* (Fig. 18); il a indiqué, en outre, que, contrairement

aux descriptions de WILLIAMS et de KÖNIGSTEIN, cette formation existait uniquement le long de la veine pulmonaire, ainsi qu'EBERTH l'avait déjà signalé. Une belle figure de E. SUCHARD (Fig. 19) reproduit une coupe transversale de poumon de *Triton palmatus* Schneid. et montra le tronc de l'artère pulmonaire, au niveau duquel on n'aperçoit pas de cellules cylindriques, mais seulement le réseau capillaire fonctionnel, revêtu de l'épithélium pulmonaire.

Lors de nos recherches, nous avons trouvé, sur *Triton marmoratus* Latr., la bande de cellules à cils vibratiles et caliciformes décrite par SUCHARD, sur le trajet de la veine pulmonaire. De plus, nous avons encore trouvé, comme WILLIAMS (192) et KÖNIGSTEIN (72-73), une deuxième bande, plus étroite, il est vrai, de cellules pareillement différenciées sur le parcours de l'artère pulmonaire (Fig. 20). Enfin, il nous

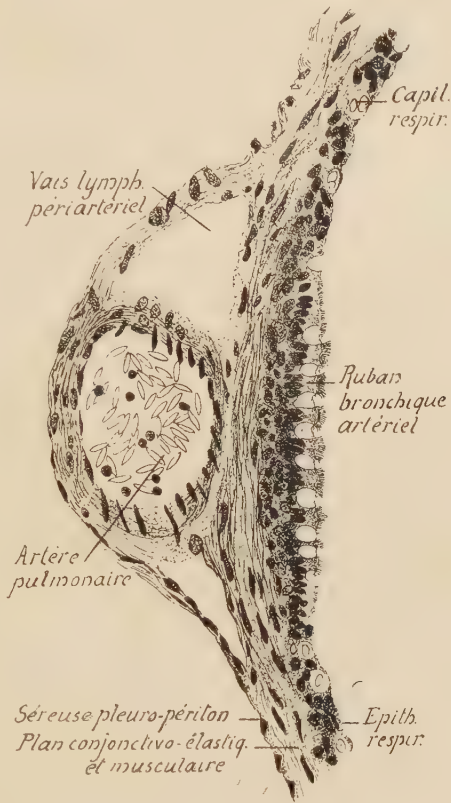


FIG. 20

Poumon de *Triton marmoratus* Latr. — Coupe transversale passant par l'artère pulmonaire et le ruban bronchique artériel, 30 μ . Formol, Hématoxyne-éosine. Gr.=176.

est arrivé d'observer des amas de cellules semblables au voisinage de vaisseaux secondaires.

En présence de ces faits discordants, on peut se demander si le ruban bronchique se poursuit tout le long du trajet de l'artère ou s'il n'existe que d'une façon discontinue et par îlots, ce qui expliquerait pourquoi il aurait été vu par les uns et

méconnu par les autres. Il est possible aussi qu'il y ait des variations suivant l'espèce considérée. Quoi qu'il en soit, ces faits indiqueraient, pour les auteurs précités et à notre propre avis, un commencement de différenciation et le poumon des Tritons doit être considéré comme intermédiaire entre celui du Protée et celui de la Sirène.

On retrouve dans la paroi les trois plans déjà signalés chez le Protée.

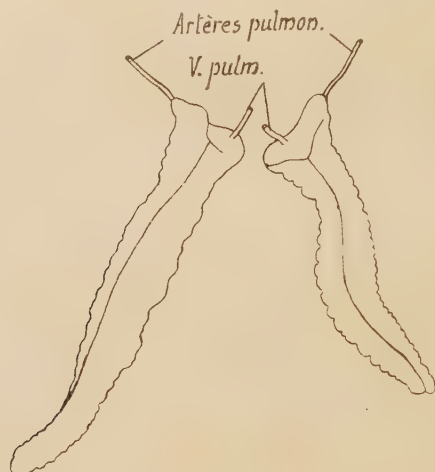


FIG. 21

Poumons de *Salamandra maculosa* Laur. — Face ventrale. Dessin à la loupe d'une préparation obtenue par dissection dans l'alcool au tiers, éclaircie et montée à la glycérine. D'après E. SUCHARD.

Chez la Sirène lacertine (*Siren lacertina* L.), les poumons sont encore deux longs tubes qui s'étendent jusque vers l'extrémité postérieure de l'abdomen. On y trouve les trois couches : épithéliale, vasculaire, séreuse (Fig. 2). Mais, ici, les deux plans internes se redoublent pour former un réseau lâche, saillant dans la cavité pulmonaire et circonscrivant un grand nombre de petites fossettes appelées *alvéoles* [CUVIER (24), OWEN (128), RUSCONI (151)]. La disposition est à peu de chose près la même chez les Amphiumides et les Mécopomides [DUVERNOY (32), HARLAN (51)]. Voir : WIEDERSHEIM (150), MILNE EDWARDS (109), RENAUT (143).

Les poumons de la Salamandre maculée (*Salamandra maculosa* Laur.) sont allongés, bosselés extérieurement (Fig 21) et

s'étendent jusqu'à la région postérieure du corps. Ils présentent intérieurement une série de fossettes inégales, mais encore relativement simples [MECKEL (103, p. 303., DUVERNOY (32), SIEBOLD et STANNIUS (160), MILNE EDWARDS (109)] circonscrites par des cloisons ou replis du plan vasculo-épithélial de la paroi pulmonaire (Fig. 26). Ces cloisons sont de hauteur et de direction diverses. Les deux plus importantes sont longitudinales, l'une ventrale, l'autre dorsale. La veine pulmonaire (Fig. 27) se trouve dans la cloison ventrale, l'artère (Fig. 28) dans la cloison dorsale, au voisinage de leur bord libre. Ces vaisseaux se divisent et des coupes transversales, pratiquées vers le milieu et l'extrémité de l'organe, montrent deux veines dans la partie moyenne, trois dans la partie caudale, en même temps que l'on compte deux ou trois artères (E. SUCHARD). Le long du bord libre de la cloison veineuse, les cellules plates de l'épithélium pulmonaire font place à une bande de cellules caliciformes et à cils vibratiles (Fig. 27). Cette bande se divise en même temps que la veine et représente le ruban bronchique de la Salamandre.



FIG. 22

Poumons de *Rana esculenta* L., insufflés, liés immédiatement après au-dessous de la glotte et prêts à être plongés dans le liquide fixateur.

En plus de ces deux cloisons principales, il en existe d'autres longitudinales et transversales, les unes formant de simples replis, les autres renfermant une artériole ou une veinule. Ces formations circonscrivent des alvéoles, visibles à l'œil nu et dont le fond, légèrement bombé, donne un aspect bosselé à la surface extérieure du poumon. Les poumons présentent, en outre, des diverticules dont les plus importants sont situés à leur partie antérieure et sont intimement unis aux organes voisins. Quelques auteurs ont voulu y voir « comme l'ébauche de certains prolongements pulmonaires des Caméléons et même des Oiseaux » [SUCHARD (170)].

Chez les Grenouilles (*Rana esculenta* L., *R. temporaria* L.), les poumons sont représentés par deux sacs pyriformes très renflés à leur origine et s'amincissant progressivement vers leur

extrémité, appendus directement au larynx (Fig. 22) ; la trachée et les bronches extérieures sont à peine indiquées (1). Leur paroi, d'autant plus mince et transparente que le poumon est plus distendu, est divisée en une multitude de petites facettes polygonales assez régulières et légèrement bombées, cerclées par de grosses branches vasculaires et répondant au fond des diverticules principaux de la cavité pulmonaire.

On peut, par insufflation, distendre considérablement les poumons, mais leur paroi est si élastique que, dégonflés, ils se réduisent à une petite masse ratatinée et opaque de quelques millimètres cubes à peine. Pour situer les formations musculaires et élastiques de ces organes, il est nécessaire d'étudier, préalablement, la disposition du réseau alvéolaire un peu plus compliqué que chez la Salamandre.

Vu sur une coupe transversale (Fig. 29), chaque poumon présente une cavité centrale dans laquelle débouche latéralement une série de diverticules principaux, de forme plus ou moins hexagonale, dont le fond fait une légère saillie bosselant la surface extérieure de l'organe [MARSHALL HALL (100)]. Les orifices internes de ces diverticules sont faciles à voir à l'œil nu, après ouverture, dans l'alcool faible ou dans l'eau, d'un poumon préalablement insufflé et fixé (Fig. 31).

Les parois de ces logettes principales portent elles-mêmes des cloisons de moindre importance qui limitent les alvéoles pulmonaires (Fig. 30, A) ; elles ont été bien représentées par MANDL (97). Le nombre des alvéoles ainsi que la hauteur de leurs parois ont été indiqués par KÜTTNER (76).

L'artère pulmonaire suit la face externe du poumon ; la veine pulmonaire, très volumineuse, occupe sa face interne. L'artère pulmonaire se divise, avant (*R. esculenta*) ou après (*R. temporaria*) son entrée en contact avec le poumon, en deux branches, l'une dorsale, l'autre ventrale [KÜTTNER, Th. HOFFMANN (58)]. Les artères restent toujours à la surface externe du poumon, elles suivent donc toujours le bord adhérent des cloisons.

(1) Dans les genres *Rana* L. et *Bufo* L., la glotte s'ouvre dans une cavité à parois cartilagineuses, représentant la portion supérieure de la trachée et communiquant avec les poumons par deux tubes membraneux et très courts (MILNE EDWARDS).

Elles donnent des artérioles qui se résolvent en capillaires sur le fond et les faces des alvéoles. Ces capillaires, disposés dans l'épaisseur des parois alvéolaires en deux plans adossés, se résument ensuite en veinules qui débouchent dans les veines plus volumineuses occupant le bord libre de la plupart des cloisons (Fig. 32); seules, les plus petites cloisons n'en possèdent pas. Ces veines, enfin, forment, en s'anastomosant entre elles, un véritable plexus dont les mailles cernent les orifices alvéolaires et qui aboutit, en définitive, à la veine pulmonaire.

Les formations bronchiques sont représentées par des bandes de cellules à cils vibratiles et caliciformes, qui se disposent sur le trajet des veines au niveau des bords libres des cloisons. En ces points, les capillaires respiratoires font toujours défaut et les cellules bronchiques reposent directement sur les fibres musculaires lisses sous-jacentes, dont elles ne sont séparées que par une mince vitrée.

Chez les Crapauds, la constitution des poumons est à peu près identique [RÖSEL (147)].

HISTOLOGIE. — Laissant de côté tout détail cytologique nous nous bornerons à une étude générale et sommaire des divers éléments qui composent la paroi pulmonaire (Fig. 23). Nous savons que cette dernière comprend essentiellement trois plans : un plan épithélial interne très aplati; un plan conjonctivo-élastique supportant les capillaires de l'hématose; un plan interne séreux.

1. EPITHÉLIUM PULMONAIRE ET BRONCHIQUE. — Si l'on examine, après nitratisation, un petit fragment étalé de poumon de Grenouille, la face aérienne tournée en haut, on voit que sur le réseau vasculaire, dont les capillaires sont très larges et les mailles petites, s'étend un épithélium extrêmement aplati. Les cellules, qui le constituent, sont larges, polygonales, et présentent deux parties : l'une, un peu plus épaisse et renfermant le noyau, est logée dans l'intérieur des fossettes intercapillaires; l'autre, d'une minceur extrême, réduite à une simple cuticule, se moule sur les capillaires. Ces cellules sont disposées de telle sorte que leurs parties nucléées se réunissent par deux ou par trois dans les fossettes, tandis que les lames transparentes,

appliquées sur les capillaires, se soudent sur le plein même de ces vaisseaux (Fig. 23).

E. SUCHARD a décrit, au niveau de la portion dorsale fibreuse de la cavité représentant la trachée des Tritons (1), un réseau de capillaires semblable à celui du poumon, mais recouvert de cellules cubiques. Ces cellules, qui sont limitées par un petit plateau à stries peu prononcées, seraient pour cet auteur une forme de transition entre les cellules à cils vibratiles trachéales et pharyngiennes et les cellules plates de l'épithélium pulmonaire.



FIG. 23

Poumon de *Proteus anguinus* Laur. — Coupe transversale dans la portion étranglée. Fort grossissement. D'après A. OPPEL.

Enfin, sur le trajet des principaux vaisseaux [Th. WILLIAMS (192)], de l'artère pulmonaire [KÖNIGSTEIN (72-73)], de la veine pulmonaire [EBERTH (33), E. SUCHARD (169)], de la veine et de l'artère pulmonaire (A. BAUDRIMONT) chez les Tritons (Fig. 18 et 20), le long du bord libre de la cloison veineuse chez la Salamandre tachetée [E. SUCHARD (170)] (Fig. 27), au niveau du réticulum formé par le bord interne des cloisons principales chez les Grenouilles [E. SUCHARD (171)], l'épithélium respiratoire fait place à un épithélium à cils vibratiles et à cellules caliciformes qui, ainsi que nous l'avons déjà dit, a la signification d'un véritable épithélium bronchique et se continue avec celui de la glotte et du pharynx. A ce niveau, le réseau capillaire fait toujours défaut, les cellules reposant directement sur la paroi pulmonaire (Tritons) ou sur les fibres musculaires du bourrelet alvéolaire (Salamandre tachetée, Grenouilles).

(1) Ainsi que le fait remarquer WIEDERSHEIM (189), la cavité commune dans laquelle débouchent les poumons des Tritons n'est pas un vrai larynx puisqu'elle ne possède pas de cordes vocales.

2. PLAN VASCULAIRE — Appareil hémotrophique. — Ce deuxième plan est formé par une mince lame de tissu conjonctif, en continuité avec le chorion de la muqueuse pharyngienne et parcourue par une riche armature élastique. Dans l'épaisseur de cette lame se développent, en réseaux plus ou moins serrés suivant les espèces, les capillaires respiratoires. Ceux-ci s'étalent sur un seul plan dans les poumons simples (Protée, Tritons) et sur le fond des diverticules principaux des poumons plus complexes (Sirène, Salamandres, Grenouilles, Crapauds, etc...). Dans ces derniers types, les capillaires se disposent dans chaque cloison alvéolaire sous forme de deux réseaux adossés, séparés par une très faible épaisseur de tissu conjonctif et répondant chacun à l'alvéole correspondant. Les capillaires respiratoires manquent totalement au niveau du bord libre des cloisons veineuses chez les Salamandres et les Grenouilles et le long du trajet de la veine pulmonaire chez les Tritons. Les capillaires possèdent un endothélium dont les cellules, allongées suivant leur direction majeure, sont décelées par le nitrate d'argent (RENAUT, 143, p. 497).

On trouve, enfin, dans cette couche moyenne, des fibres musculaires lisses, disséminées dans toute son étendue (Tritons), ou bien formant des faisceaux et des travées d'importance variable localisés principalement au niveau du bord libre des bourrelets alvéolaires (Salamandres, Grenouilles, Crapauds...).

3. SÉREUSE PLEURO-PÉRITONÉALE. — Le plan séreux est formé d'une couche de cellules plates extrêmement minces (épithélium endothéliforme), dont on peut mettre les limites en évidence par les solutions argentiques.

MOUVEMENTS RESPIRATOIRES. — Les Amphibiens n'ont que des côtes rudimentaires; ils ne possèdent pas de diaphragme; leurs parois, molles et peu résistantes, ne peuvent s'écarter pour augmenter la capacité de la chambre viscérale; l'entrée de l'air dans les sacs pulmonaires ne peut donc être le résultat, comme chez les Mammifères, de l'aspiration produite par l'ampliation de la cavité thoracique. L'inspiration se fait par une sorte de déglutition [SWAMMERDAM (175), MALPIGHI (96), MORGAGNI (115), TOWNSON (183)] selon un mécanisme com-

parable à celui d'une pompe foulante et non point à celui d'une pompe aspirante. Ces faits ont été bien étudiés sur la Grenouille. Au début de l'inspiration, la cavité pharyngienne se dilate par abaissement de l'os hyoïde et d'une cloison musculaire placée entre les deux branches du maxillaire; une certaine quantité d'air est ainsi aspirée à travers les narines. Celles-ci sont ensuite obturées intérieurement par le jeu d'un repli membraneux et par l'application de la langue sur leur orifice postérieur. Puis, les muscles du pharynx se contractant en même temps que s'ouvre la glotte, l'air emmagasiné dans la cavité bucco-pharyngienne est chassé dans les poumons. Pour HARO (52, p. 36), la ceinture formée par le sternum et les os de l'épaule, revenant, par suite de son élasticité propre, à sa position initiale après une contraction forte de la poitrine, peut produire une légère aspiration et faire ainsi pénétrer une certaine quantité d'air dans les poumons. S'il est réel, ce moyen doit être de peu d'efficacité et c'est essentiellement par des mouvements de déglutition que respirent les Amphibiens. On comprend, dès lors, qu'une Grenouille dont on maintient la bouche ouverte, ne pouvant plus déglutir d'air, finira par mourir asphixiée, tandis que la respiration continuera après l'ouverture de l'abdomen, même les poumons faisant saillie en dehors de la cavité thoraco-abdominale, pourvu que les organes pharyngiens soient intacts [HERHOLD (54), DUMERIL (31)].

L'expiration est conditionnée par l'ouverture préalable de la glotte; elle résulte de l'élasticité propre du poumon et, secondairement, de la pression exercée sur eux par les muscles abdominaux [MILNE EDWARDS (109, p. 386), LONGET (92, p. 684), COLIN (21, p. 290)]. Nous reviendrons sur ces faits et nous les discuterons lorsque nous étudierons le rôle fonctionnel des formations musculaires et élastiques des Amphibiens.

II. Dispositifs musculaire et élastique du poumon des Amphibiens

HISTORIQUE. — Ainsi que nous l'avons déjà dit, il est indispensable d'étudier, en même temps que les formations musculaires lisses du poumon, le réseau élastique qui leur sert d'antagoniste et de point d'appui; en effet, tissus musculaire,

conjonctif et élastique sont en étroite solidarité anatomique et fonctionnelle et leur étude séparée ne permettrait de tirer que des conclusions partielles, quant à leur rôle respectif probable.

On trouve dans A. OPPEL (124) une bonne vue d'ensemble de la question portant sur les travaux antérieurs à 1905.

1. FIBRES MUSCULAIRES LISSES. — Les observateurs n'ont pas toujours été d'accord sur la présence du tissu musculaire dans le poumon des Amphibiens inférieurs. C'est ainsi que LEYDIG (87), REICHERT, TH. WILLIAMS (192), n'ont pas trouvé de fibres musculaires lisses dans le poumon des Tritons, tandis qu'elles furent signalées dans la suite par H. MÜLLER (116), C.-J. EBERTH (33), F.-E. SCHULZE (159) (*Triton taeniatus* Schn.) et KÖNIGSTEIN (72). Plus récemment, E. SUCHARD a décrit dans la paroi pulmonaire de *Triton cristatus* Laur., *T. palmatus* Schn., *T. punctatus* Dum. et Bibu., une couche indiscutable et relativement importante de fibres musculaires lisses assez régulièrement réparties sur toute l'étendue du sac pulmonaire.

LEYDIG n'a pu voir de fibres musculaires lisses dans le poumon du *Menopoma* Harl. et du *Proteus* Laur.; elles furent cependant observées plus tard par C.-J. EBERTH chez le *Menopoma* Harl. et par A. OPPEL chez le *Proteus anguinus* Laur.

Pour EBERTH, les fibres musculaires lisses sont assez développées dans le poumon du Ménobranche latéral, de l'Axolotl et de la Salamandre terrestre (1).

KÖLLIKER (67) chez la Grenouille, LEYDIG chez la Grenouille et la Salamandre terrestre, PISO-BORME (132) chez la Grenouille, le Crapaud et la Salamandre, ont montré que les poumons possèdent une musculature lisse très apparente. R. WIEDERSHEIM (190) relate, sans préciser davantage, la présence de nombreuses fibres musculaires lisses dans le poumon des Anoures.

H. KÖNIGSTEIN parle des travées musculaires des poumons de la Salamandre maculée et étudie en détail la disposition et le rôle des fibres musculaires dans les parois alvéolaires du poumon de la Grenouille. De même, E. SUCHARD signale les fibres musculaires de la paroi du sac pulmonaire des Tritons

(1) Salamandre terrestre = Salamandre tachetée, *S. maculée* (*Salamandre maculosa* Laur.)

et décrit les importants bourrelets de fibres musculaires lisses que l'on trouve au niveau du bord libre des cloisons alvéolaires chez la Salamandre maculée (170) et les Grenouilles (171); il indique, enfin, le rôle que jouent, chez ces dernières, les cellules musculaires qui servent de support aux cellules cylindriques du ruban bronchique. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce point.

2. FIBRES ÉLASTIQUES. — D'une manière générale, les auteurs semblent s'être moins préoccupés du réseau élastique du poumon des Amphibiens.

Th. WILLIAMS (192), qui avait nié l'existence des fibres musculaires dans la paroi pulmonaire des Tritons y a trouvé, par contre, des fibres élastiques.

Sans étudier en détail le tissu élastique lui-même, ce que les méthodes anciennes ne permettaient pas aussi bien qu'aujourd'hui, les observateurs n'en avaient pas moins été frappés de l'élasticité remarquable du poumon des Amphibiens. Ainsi, DUVERNOY (32) relate la présence, à l'intérieur des poumons de l'*Amphiuma*, de gros cordons élastiques disposés circulairement, à distance de 3 à 5 millimètres, et reliés entre eux par des branches rameuses délimitant une multitude de petites fossettes, ce qui donne à l'organe vu par l'intérieur, dans sa moitié antérieure surtout, un aspect aréolaire très net. De même, MILNE EDWARDS (109, p. 204, note 2) insiste sur la remarquable élasticité des poumons des Grenouilles qui, lorsqu'ils sont complètement revenus sur eux-mêmes, se réduisent à deux petites masses de quelques millimètres cubes à peine.

Enfin, plus récemment, E. SUCHARD (170) signale l'importance du réseau élastique dans le poumon des Tritons et de la Salamandre maculée.

ETUDE DE CES FORMATIONS MUSCULAIRES ET ÉLASTIQUES CHEZ QUELQUES ESPÈCES PRISES ISOLEMENT.

De ce qui précède il résulte que, d'une façon générale, les Amphibiens possèdent, dans leur paroi pulmonaire, une musculature lisse et un réseau élastique plus ou moins développés. Voyons maintenant, d'après les auteurs et nos propres recherches, comment ces formations se disposent et se répartissent,

l'une par rapport à l'autre, chez quelques espèces examinées séparément. On trouve peu de choses à ce sujet dans la littérature sur les Pérennibranches et les Cryptobranches, les auteurs s'étant surtout attachés à l'étude des Salamandrines (Tritons, Salamandres) et des Anoures (Grenouilles).

URODELES

Protée, *Proteus anguinus* Laur.

Le poumon du Protée a été étudié par A. OPPEL (123). Cet auteur décrit entre la séreuse et l'épithélium respiratoire, dans la couche moyenne conjonctivo-élastique de la paroi pulmonaire, des trainées de fibres musculaires lisses courant, pour la plupart, circulairement et croisées régulièrement par quelques fibres isolées ou réunies en petits faisceaux (Fig. 23). Il en a donné une bonne figure que nous reproduisons. Dans la portion étranglée du tube pulmonaire, les fibres sont très réduites en nombre, ce qui explique l'épaisseur moindre de la paroi à ce niveau.

Ménobranche latéral, *Menobrachus lateralis* Say.

A. OPPEL donne quelques renseignements sur la structure histologique du poumon du *Menobrachus lateralis* Say (124, p. 259). Les fibres musculaires lisses y sont plus nombreuses que dans le poumon du Protée et leur direction générale est encore circulaire. A l'extrémité de l'organe, elles se disposent en tous sens, en formant un plexus.

Les fibres élastiques dessinent un réseau extrêmement riche et compliqué, occupant toute l'épaisseur de la paroi. Elles sont de deux sortes; les plus volumineuses se trouvent au voisinage de la surface, où elles forment des mailles plus larges que celles qu'interceptent entre elles les fibres internes, beaucoup plus fines.

Cryptobranche du Japon, *Cryptobranchus japonicus* V. d. Hœv.

Chez le *Cryptobranchus*, le tissu musculaire lisse constitue, d'après KÖNIGSTEIN (72), la majeure partie du parenchyme pulmonaire. Il se compose de fortes travées de fibres musculaires

situées entre deux épaisses couches de tissu conjonctif et formant la partie centrale des cloisons intervalvéolaires. Groupées en masses volumineuses au niveau des bourrelets alvéolaires, ces fibres diminuent en allant vers le fond des alvéoles, où l'on n'en trouve plus que quelques traînées isolées.

Les fibres élastiques sont nombreuses.

Tritons, genre *Triton* Laur.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Nous l'avons vu, LEYDIG (87), REICHERT, Th. WILLIAMS n'ont trouvé aucune trace de fibres musculaires lisses dans le poumon des Tritons. Il en est de même de KÖLLIKER (68), qui s'en est vraisemblablement rapporté aux auteurs précédents.

C.-J. EPERTH (33), par contre, signale une couche de cellules musculaires dans la paroi pulmonaire de ces Amphibiens. H. MÜLLER (116) constate que cette musculature, grêle chez le *Triton taeniatus* Schn., est plus forte chez le *Triton cristatus* Laur. dont elle enveloppe presque complètement le poumon. Les fibres musculaires sont situées entre la couche des capillaires respiratoires et une mince bande de tissu conjonctif. Leur direction est presque toujours circulaire; on rencontre, cependant, quelques fibres obliques ou longitudinales isolées.

F.-E. SCHULZE (159), confirmant les observations de H. MÜLLER, indique lui aussi chez le *Triton taeniatus* Schn., la présence dans la paroi pulmonaire d'une mince couche de cellules musculaires lisses à direction générale circulaire.

POUR KÖNIGSTEIN (72), on ne trouverait dans le poumon des Tritons que quelques fibres musculaires.

E. SUCHARD (170) englobe dans une même description les poumons de *Triton cristatus* Laur., *T. palmatus* Schn. et *T. punctatus* Dum et Bibr., qui n'offrent entre eux que des différences de faible importance. Ses observations ont été faites sur des étalements de tissu pulmonaire et sur des coupes (Fig. 18 et 19). Grandes, rubannées, les fibres musculaires lisses sont disposées en une couche continue et courent transversalement par rapport à l'axe de l'organe; quelques-unes sont longitudinales ou obliques. Elles prennent appui, comme les fibres élastiques, sur le stroma conjonctif environnant.

A. OPPEL (124, p. 253) rapporte, dans son traité d'Anatomie microscopique, que, d'après STIRLING, la couche musculaire lisse enveloppe complètement chaque poumon, qu'elle a une épaisseur à peu près uniforme et que ses cellules sont ordonnées circulairement. Il ajoute que les capillaires sont situés en dedans de la couche musculaire, immédiatement au-dessous de l'épithélium.

OPPEL a, de plus, montré que, chez le Triton alpestre, *Triton alpestris* Laur., les cellules musculaires ont encore une direction transversale, mais qu'on en trouve aussi formant des faisceaux longitudinaux, ce qui rappelle la disposition décrite antérieurement par lui chez le Protée.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Th. WILLIAMS avait trouvé des fibres élastiques dans la paroi pulmonaire des Tritons. Elles ont aussi été observées par STIRLING (166).

E. SUCHARD indique que le réseau élastique chez *T. cristatus* Laur., *T. palmatus* Schn. et *T. punctatus* Dum. et Bibr., se compose de fibres extrêmement fines disposées sur plusieurs plans et il compare la couche la plus superficielle au réseau élastique sous-pleural du poumon des Mammifères.

Selon OPPEL (124, p. 255), les fibres élastiques peuvent être mises en évidence, chez le Triton alpestre, par la crésosulfine. On voit, alors, de fins réseaux qui s'étendent dans toute l'épaisseur de la paroi et vont de la séreuse jusque sous l'épithélium pulmonaire. Par endroits, ces fibres se réunissent en travées plus épaisses, dont les unes courent immédiatement sous la séreuse, tandis que les autres accompagnent les faisceaux de fibres musculaires à l'intérieur même de la couche musculaire.

Personnellement, nous avons étudié les formations musculaires et élastiques dans le poumon du *Triton marmoratus* Latr.

Triton marbré, *Triton marmoratus* Latr.

Nous avons observé des coupes en série de 16, 20 et 30 microns d'épaisseur et des étalements, après coloration à l'hématéine-éosine, à l'hématéine picro-ponceau, à la fuchsine et à la safranine ferriques. Il est nécessaire de choisir des poumons relativement peu distendus ; s'ils sont trop gonflés, leurs parois sont étirées, amincies et les éléments, déformés, sont difficiles à reconnaître et à étudier.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Les fibres musculaires lisses sont disséminées et assez régulièrement réparties dans toute l'étendue de la paroi du sac pulmonaire. Ainsi qu'on peut le voir sur des coupes transversales, elles forment une couche à peu près continue, occupant toute l'épaisseur de la paroi où l'on trouve trois

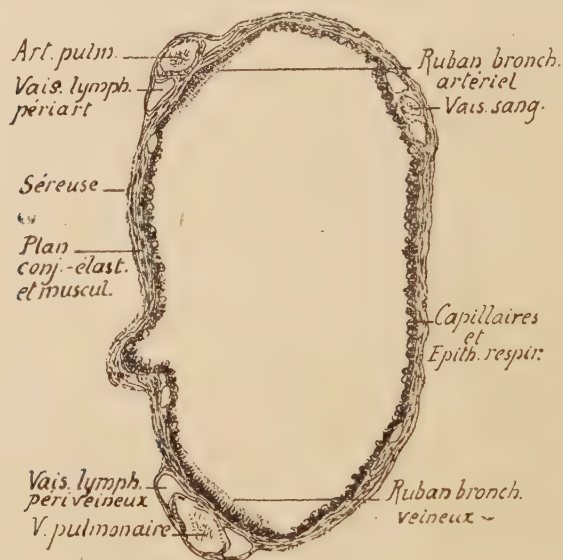


FIG. 24

Poumon de *Triton marmoratus* Latr. — Poumon moyennement gonflé.
Coupe transversale. 30 μ . Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 38.

ou quatre plans superposés de cellules, sur les poumons moyennement distendus (Fig. 20 et 24).

Sur des étalements et sur des coupes un peu épaisses, les limites cellulaires sont naturellement difficiles à préciser. On peut dire cependant que ce sont des fibres-cellules et non des cellules rameuses, comme celles de l'aorte de l'Homme ou de la vessie de la Grenouille.

Les noyaux, caractéristiques, très réguliers et en forme de bâtonnet, sont parfois très allongés et très minces. En d'autres points, ils sont moins longs, plus larges et plus trapus et se montrent alors comme chiffonnés et tassés sur eux-mêmes. Cet

aspect variable est vraisemblablement en rapport avec l'état de contraction ou de relâchement des cellules, ainsi qu'avec la distension plus ou moins grande du poumon au moment de la fixation. La chromatine nucléaire est disposée en délicates croûtelles finement et régulièrement poussiéreuses.

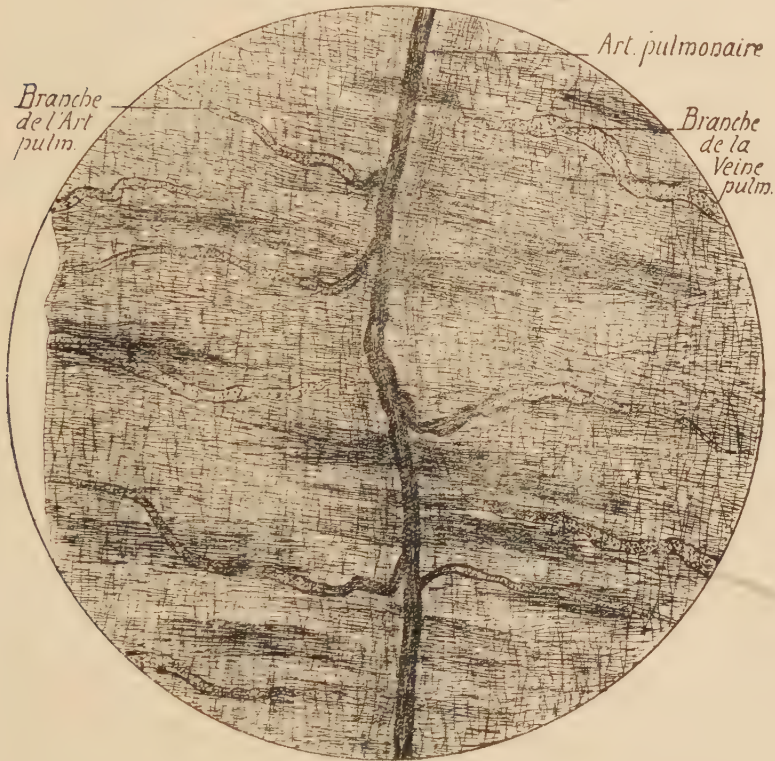


FIG. 25

Poumon de *Triton marmoratus* Latr. — Etalement d'un fragment de paroi. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr.=22.

Ces cellules musculaires ont, pour la plupart, une direction circulaire ; il en existe aussi de plus ou moins obliques ou longitudinales, qui s'entrecroisent avec les premières dans des plans différents.

En général isolées, les fibres musculaires prennent appui sur de fines travées conjonctives qui les entourent d'une sorte de gaine et que l'on peut mettre en évidence par de bonnes colo-

rations au micro-ponceau. Cependant, elles sont assez rapprochées les unes des autres pour constituer, en certains points, une véritable couche musculaire.

Par places enfin, on peut voir des fibres se grouper en petits pinceaux toujours très discrets, n'ayant pas plus de trois à quatre cellules en largeur, à direction circulaire le plus souvent. Ces fascicules accompagnent habituellement les petits vaisseaux de la paroi, artérioles et veinules, et il est parfois difficile de les distinguer des formations contractiles appartenant en propre aux parois vasculaires.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Les fibres élastiques, de grosseur variable, forment un réseau extrêmement riche et serré, occupant toute l'épaisseur de la couche moyenne et entourant complètement et d'une façon pour ainsi dire uniforme le poumon (Fig. 25). Ce réseau est d'une telle richesse et d'une telle complexité qu'il échappe à peu près à toute description. On peut dire, cependant, que les fibres sont orientées suivant deux directions majeures : longitudinale et circulaire, les fibres circulaires étant les plus nombreuses. Ces fibres se bifurquent et s'anastomosent dans toutes les directions et dans tous les plans, en délimitant des mailles de taille variable. Dans les mailles les plus larges, encerclées par les fibres les plus grosses, on aperçoit encore, à un fort grossissement, des réseaux d'une délicatesse et d'une ténuité extrêmes, à la limite presque de la visibilité, qui courent, au milieu des travées conjonctives, entre les fibres musculaires.

Des coupes transversales montrent que ces fibres constituent plusieurs plans dans l'épaisseur de la paroi. Les deux couches les plus denses sont l'interne située immédiatement au-dessous du réseau capillaire, et l'externe que SUCHARD a comparée au réseau élastique sous-pleural des Mammifères. C'est la couche interne, dont les fibres très nombreuses et très serrées sont orientées circulairement, qui est la plus importante. Ces deux couches élastiques sont surtout nettes et bien individualisées sur le trajet et au voisinage des vaisseaux principaux, artère et veine pulmonaires. Entre ces deux réseaux extrêmes, on peut encore en observer plusieurs autres, mais ils sont moins denses, très irréguliers et échappent à toute description systématique.

On se rend compte sur des étalements, en choisissant des points opportuns et en faisant varier très lentement la mise au point, que les fibres les plus externes, sensiblement plus grosses, forment un réseau à mailles assez grandes et à direction générale longitudinale. Les plus internes sont fines, circulaires, plus nombreuses et beaucoup plus serrées ; elles se groupent, par endroits, en petits faisceaux transversaux, constituant ainsi des sortes de petites sangles en général courtes et peu épaisses.

Cette armature élastique est en continuité de substance avec l'appareil élastique des vaisseaux sanguins : artère et veine pulmonaires, artérioles et veinules.

Salamandre maculée, *Salamandra maculosa* Laur.

Nous ne reviendrons pas sur la morphologie du poumon de la Salamandre. Nous rappellerons seulement que sa surface interne, cloisonnée, présente une série de petites logettes de forme et de dimensions assez irrégulières, dont le fond fait légèrement saillie à la surface extérieure de l'organe. Ces petites cavités sont relativement simples, mais moins peut-être que le pensait MECKEL. On peut remarquer, en effet, dans certaines d'entre elles, comme un commencement de cloisonnement secondaire, mais pas aussi net ni aussi régulier que celui que l'on observe dans les diverticules principaux du poumon des Grenouilles (Fig. 26).

Ainsi que nous l'avons vu, E. SUCHARD (170) a décrit, le long du bord libre de la cloison renfermant la veine pulmonaire, une bande longitudinale de cellules cylindriques, caliciformes et à cils vibratiles, qui a la même signification que le ruban bronchique du poumon des Tritons. Tout le long de cette zone, le réseau des capillaires fait défaut et les cellules cylindriques s'implantent directement sur le faisceau musculaire sous-jacent, dont elles ne sont séparées que par une mince vitrée. Ce ruban bronchique se divise en même temps que la cloison veineuse. Par contre, cet auteur n'a observé rien de tel le long de la cloison artérielle, où le ruban bronchique manque complètement.

Nous avons eu l'occasion de vérifier ces faits sur nos préparations (Fig. 27). En un point cependant, d'ailleurs très limité, situé dans le tiers supérieur de l'organe, nous avons trouvé,

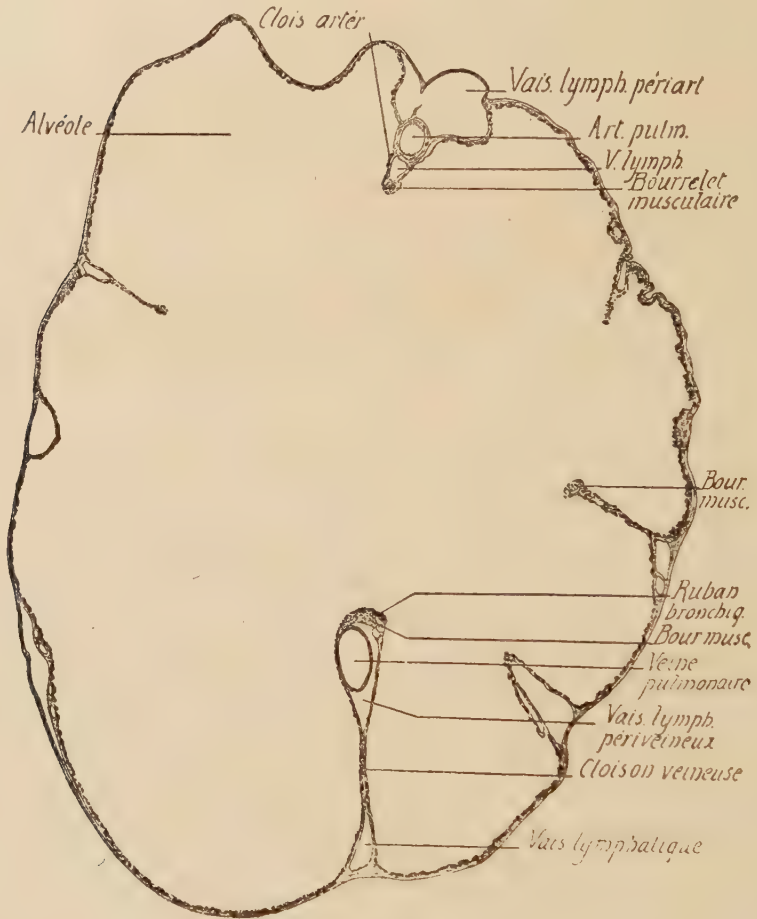


FIG. 26

Poumon de *Salamandra maculosa* Laur. — Coupe transversale dans sa région moyenne, 10 μ . Formol. Hématéine-éosine. Gr.=20,5.

en bordure de la cloison artérielle, au voisinage de l'artère pulmonaire, une très étroite bande de cellules cylindriques à cils vibratiles. S'agit-il là d'un îlot aberrant et isolé ? c'est possible; quoi qu'il en soit, le fait n'est pas douteux et nous pen-

sons qu'il y aurait intérêt à reprendre cette question en suivant, sur des coupes en série, toute la longueur de la cloison.

DISPOSITIFS MUSCULAIRE ET ELASTIQUE. — F. LEYDIG (87) en 1853, C.-J. EBERTH (33) dix ans plus tard, avaient noté les faisceaux de fibres musculaires lisses qui cheminent dans les cloisons alvéolaires du poumon de la Salamandre.

H. KÖNIGSTEIN parle des mêmes travées musculaires, mais sans en préciser les rapports avec les vaisseaux, artère et veine pulmonaires.

E. SUCHARD indique, de son côté, que des faisceaux musculaires limitent le bord libre des cloisons alvéolaires du poumon de la Salamandre maculée et montre que l'artère et la veine pulmonaires, qui cheminent longitudinalement dans les deux cloisons principales, sont séparées de la surface cavitaire du poumon par des faisceaux longitudinaux de fibres musculaires ; il ajoute que les cloisons, connectives et élastiques, sont elles aussi renforcées par des cellules musculaires.

On trouve, enfin, dans A. OPPEL (124, p. 256), que le bord des septa, confinant à la chambre centrale commune, s'épaissit en un bourrelet rempli de fibres musculaires, ce qui marque une similitude plus grande avec la structure du poumon des Grenouilles qu'avec celle des poumons simples des Amphibiens plus inférieurs que nous avons étudiés jusqu'ici.

Nous avons repris l'étude de ces formations musculaires et élastiques sur des coupes en série et sur des étalements. Les poumons de la Salamandre maculée contiennent de très nombreux chromatophores qui gênent l'examen dans les préparations un peu épaissies. Aussi, avons-nous été obligé de dépigmenter auparavant les fragments de paroi pulmonaire destinés à être montés à plat. Pour les coupes, à condition qu'elles soient assez minces (moins de 20 microns), cette précaution ne nous a pas paru indispensable.

a) FIBRES MUSCULAIRES. — Elles forment des faisceaux volumineux ourlant le bord interne des cloisons interalvéolaires qui prend, de ce fait, l'aspect d'un bourrelet plus ou moins épais. (Fig. 26).

Dans les deux cloisons principales, ces faisceaux acquièrent leur volume maximum et descendent entre le vaisseau, artère

ou veine (Fig. 27), et la surface cavitaire du poumon. Dans les cloisons de moindre importance renfermant une artériole ou une veinule, les faisceaux musculaires occupent encore la même

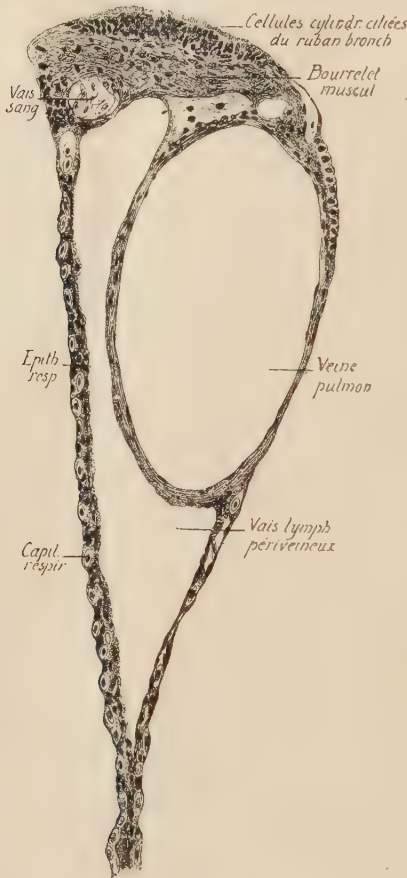


FIG. 27

Poumon de *Salamandra maculosa* Laur. — Coupe transversale au niveau de la cloison veineuse et du ruban bronchique. Bourrelet musculaire. 10 μ . Formol. Hématéine-éosine. Gr.=121.

situation. Enfin, ils existent seuls, indépendamment de tout vaisseau, dans les plus petites cloisons, où ils sont d'autant plus grêles que les cloisons sont plus réduites.

Lorsque les parois alvéolaires ont été intéressées normalement par la coupe, ce qui est le cas le plus fréquent pour les poumons coupés perpendiculairement à leur axe, les fibres musculaires sont vues en section transversale. D'autres fois, elles sont coupées obliquement ou longitudinalement. Ce sont des cellules relativement volumineuses, dont les myofibrilles, bien visibles sur des coupes transversales, se montrent sous l'aspect d'un fin piqueté donnant à la cellule une apparence granuleuse. Le noyau est caractéristique et se montre, lorsque la cellule est contractée, onduleux et comme chiffonné.

Dans chaque faisceau, les cellules sont entourées par des gaines de nature collagène (cloisons ou manchons pellucides de G. DUBREUIL) relativement épaisses qui les unissent et les séparent et dans lesquelles, comme nous allons le voir, courent de volumineuses fibres élastiques.

A ces cordons musculaires se raccordent des faisceaux beaucoup moins importants et peu nombreux, qui descendent dans l'épaisseur des cloisons, en général au voisinage d'un vaisseau sanguin. On en trouve jusque dans la paroi extérieure du poumon; mais, à ce niveau, ils sont rares et se réduisent à de minces travées n'ayant guère plus que quatre à cinq cellules dans leur largeur.

Enfin, les cloisons, le fond des alvéoles sont encore renforcés par des cellules musculaires isolées, disséminées un peu partout en dessous du réseau vasculaire. Ces cellules, toutefois, sont orientées dans des directions prédominantes variables suivant les diverses régions de l'alvéole considéré. Relativement peu nombreuses, elles semblent résulter, en certains points du moins, de l'épanouissement en éventail de petits faisceaux musculaires dont les cellules se séparent et se répandent, en s'éloignant progressivement les unes des autres, dans la membrane conjonctive constituant la charpente de l'alvéole.

Cette charpente conjonctive est toujours extrêmement mince. Elle est formée de fines travées connectives, électivement colorées en rouge par le picro-ponceau, qui se disposent en un délicat feutrage au-dessous de la couche des capillaires et sur lesquelles prennent appui les cellules musculaires. On y trouve, en outre, un riche et très délicat réseau élastique.

En résumé, les formations musculaires du poumon de la Salamandre maculée comprennent :

1° Un réseau, dont les mailles circonscrivent les orifices alvéolaires, c'est le *réseau alvéolaire d'orifice*;

2° Des faisceaux musculaires à disposition plexiforme, formant une trame délicate dans la paroi et le fond des alvéoles, c'est le *réseau alvéolaire pariétal*;

3° Enfin, un cordon musculaire plus épais, suivant le même trajet que la veine pulmonaire et que le ruban des cellules à cils vibratiles et caliciformes, c'est le *muscle bronchique*.

b) FIBRES ELASTIQUES. — Les fibres élastiques sont surtout visibles à l'intérieur des gros faisceaux musculaires des bourrelets (Fig. 28). Elles courent dans l'épaisseur des manchons pelliculaires et constituent un important réseau de grosses fibres et

même de lames, engainant dans ses mailles les cellules musculaires. En coupe longitudinale, les formations élastiques se montrent plus ou moins flexueuses et ondulées, suivant que les cellules musculaires sont plus ou moins contractées. Les bourre-



FIG. 28

Poumon de *Salamandra maculosa* Laur. — Coupe transversale au niveau de la cloison artérielle. 30 μ . Formations élastiques. Formol. Safranin ferrique. Gr.—121.

lets des cloisons résultent donc, en définitive, de la superposition d'un triple réseau de fibres musculaires, de travées conjonctives et de fibres élastiques; et ce réseau, dont chaque maille encercle l'orifice d'un alvéole, se continue ainsi dans toute l'étendue du poumon.

La disposition des formations élastiques est la même au niveau des faisceaux musculaires, beaucoup moins volumineux, qui parcourent les parois et le fond des alvéoles, l'importance des fibres élastiques décroissant en même temps que celle des formations musculaires elles-mêmes.

De ces différents réseaux élastiques par-

tent, enfin, de très fines trabécules, qui se divisent et s'anastomosent pour former, à l'intérieur de la lame connective des parois alvéolaires, un réseau dont la ténuité et l'extrême délicatesse contrastent singulièrement avec les épaisses fibres élastiques des gros bourrelets musculaires. C'est sur la lame fibro-élastique ainsi formée que repose le réseau des capillaires respiratoires.

En résumé, les formations élastiques du poumon de la Salamandre comprennent :

1° Un réseau dont chacune des mailles enserre un orifice alvéolaire, c'est le réseau des *fibres d'orifice*;

2° Un réseau plus délicat, situé à l'intérieur de la charpente conjonctive du sac alvéolaire, c'est le réseau des *fibres du sac*.

Ces deux réseaux, en continuité l'un avec l'autre, sont solidaires avec ceux des alvéoles voisins; le dispositif élastique du poumon est donc continu.

ANOURES

Grenouilles, genre *Rana* Lin.

Des conditions générales que nous avons exposées plus haut, il résulte que les poumons des Anoures répondent au type que RENAUT nommait « poumon lobulaire simple » et que nous avons proposé d'appeler « poumon acineux ». Nous ajouterons que les artères cheminent à la surface extérieure du poumon, que les veines occupent le bord libre des cloisons principales et qu'enfin les formations bronchiques sont représentées par des rubans de cellules à cils vibratiles et caliciformes [RAINEY (133), MILNE EDWARDS (103), A. OPPEL (124), E. SUCHARD (171)] qui suivent, sur le bord libre des cloisons principales, le même trajet que les veines. La bronche n'est donc pas représentée ici par un simple ruban longitudinal comme chez la Salamandre maculée, mais elle forme un réseau disposé tout autour de la cavité centrale commune et dont chaque maille circonscrit l'orifice d'entrée d'un diverticule principal.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Ainsi que nous l'avons déjà dit, KÖLLIKER (67), LEYDIG (87), PISO-BORME (132) ont signalé les faisceaux de fibres musculaires lisses qui parcourent les cloisons alvéolaires et la paroi extérieure du poumon des Grenouilles.

Plus tard, H. KÖNIGSTEIN (72) étudie en détail la disposition de ce réseau contractile, ainsi que son rôle physiologique.

KÜTTNER (76) indique les travées de fibres musculaires lisses qui engainent les artères et les nerfs ou accompagnent toutes les grosses veines au niveau du bord interne des cloisons.

GAUP (41) décrit avec précision ces travées musculaires. Les plus volumineuses forment les épais bourrelets des cloisons principales; elles sont plus minces dans les cloisons de deuxième ordre. De ces travées partent des faisceaux de moindre importance, qui descendent dans l'épaisseur des cloisons et vont rejoindre les fines trabécules de la paroi externe du poumon.

A. OPPEL (124) rappelle ces faits et donne deux bonnes figures représentant : l'une une coupe transversale d'un poumon de Grenouille, vue à un faible grossissement et montrant l'importance de son réseau musculaire, l'autre une cloison alvéolaire avec son épais bourrelet, coupée transversalement et fortement grossie.

E. SUCHARD (171), étudiant les vaisseaux du poumon des Grenouilles (*Rana esculenta* L., *R. temporaria* L.), décrit à son tour ces faisceaux musculaires et les envisage au point de vue anatomique et fonctionnel.

Les fibres nerveuses et leurs terminaisons au niveau des muscles ont été étudiées par EGORROW (35), G. SUCCATI (168) et SMIRNOW (161).

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — ARNOLD (4) n'a pas trouvé d'éléments élastiques dans les cloisons alvéolaires du poumon des Grenouilles. Il a remarqué, par contre, que le tissu conjonctif, plus homogène et plus pauvre en noyaux que chez l'Homme, y est particulièrement riche en cellules pigmentaires.

On trouve dans VOGT et YUNG (187) que, chez *Rana esculenta* L., le tissu conjonctif est très riche en formations élastiques, à tel point qu'il suffit d'une minime piquûre pour que le poumon revienne complètement sur lui-même, en expulsant tout l'air qu'il contenait.

GAUP (41) dit que le tissu conjonctif, constituant la charpente du poumon, est plus dense à la périphérie de l'organe, plus lâche à l'intérieur des cloisons. Il trouve que les réseaux de fibres élastiques y sont fins et peu développés à l'inverse des chromatophores qui sont très nombreux.

A. OPPEL se contente de citer les auteurs précédents.

Nous avons étudié personnellement le poumon de *Rana esculenta* L. et de *Rana temporaria* L.,

Grenouille commune, *Rana esculenta* L.

Nous n'avons rien à ajouter, en ce qui concerne la morphologie et la disposition générale du poumon de la Grenouille commune, aux descriptions déjà données (Fig. 29). Nous ferons simplement remarquer que l'organisation propre de chaque di-

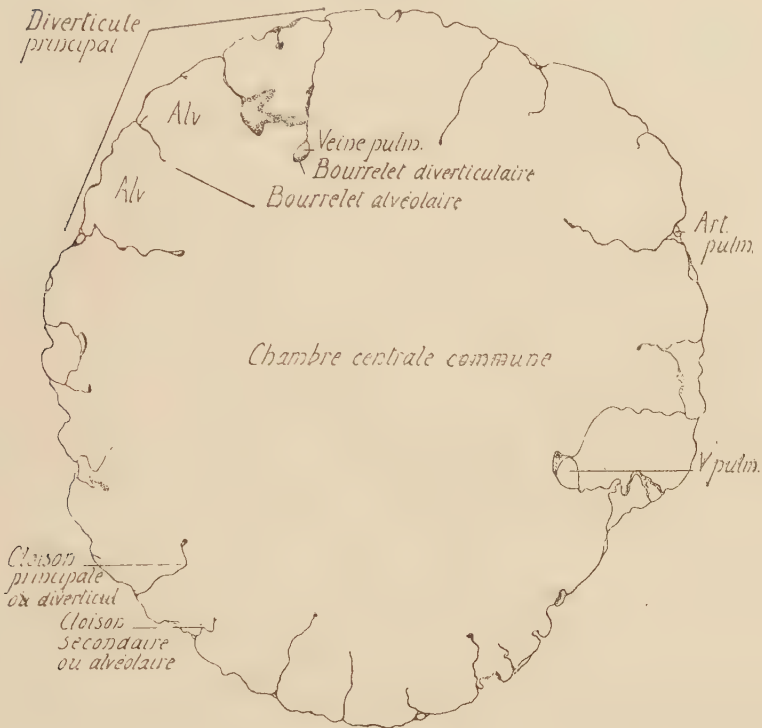


FIG. 29

Poumon de *Rana esculenta* L. — Coupe transversale au voisinage de son extrémité postérieure. 20 μ , Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 9,3.

verticule principal est plus compliquée que tendraient à le faire croire les schémas, volontairement simples, qui en ont été donnés ou que nous avons construits nous-mêmes (Fig. 30 et 31). On peut s'en rendre compte en examinant, au microscope binoculaire, un fragment de pari pulmonaire immergé dans l'alcool et vu par sa face cavitaire. Par contre, nous nous arrêterons assez longtemps sur les formations musculaires et élas-

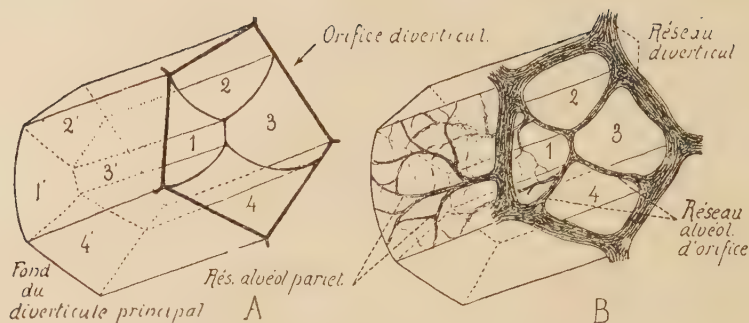


FIG. 30

- A. Représentation schématique d'un diverticule principal de poumon de Grenouille. Le trait fort indique l'orifice du diverticule ; 1, 2, 3, 4, les orifices de quatre alvéoles dont l'ensemble des fonds respectifs 1', 2', 3', 4', constitue le fond même du diverticule.
- B. Le même diverticule dont on a mis en place les formations musculaires. On voit les épais tractus du réseau diverticulaire, d'où part un réseau moins important dont les mailles circonscrivent les orifices alvéolaires. De ce dernier réseau se détachent des faisceaux plus fins formant un délicat plexus dans les parois mêmes et le fond des alvéoles ; c'est le réseau alvéolaire pariétal qui n'a été représenté que pour l'alvéole 1.

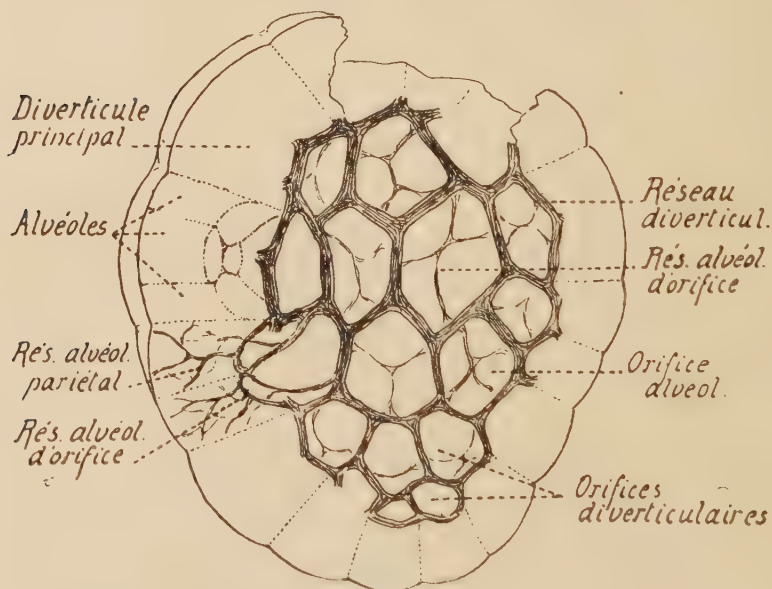


FIG. 31

Fragment de poumon de Grenouille, moyennement insufflé, vu par sa face cavitaire. Figure de n. schématique montrant le dispositif musculaire : réseau diverticulaire, réseau alvéolaire d'orifice, réseau alvéolaire pariétal. Les limites latérales des diverticules et des alvéoles sont marquées en pointillé.

tiques, d'autant qu'elles vont nous servir de terme de comparaison, lorsque nous étudierons les autres Anoures, *Pelodytes*, *Bufo*, etc.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Les fibres musculaires, très nombreuses, sont disposées en faisceaux, dont les plus épais limitent le bord libre des cloisons principales et secondaires. (Fig. 32). Dans les premières, elles forment de volumineux cordons musculaires qui cheminent au niveau de leur bord libre entre la veine et l'épithélium cylindrique caliciforme et cilié, représentant le ruban bronchique. De même que chez les Tritons, les Salamandres et les autres Anoures, les cellules bronchiques reposent sur le plan musculaire sous-jacent par l'intermédiaire d'une mince vitrée. Ces cordons musculaires sont, en général, moins développés que ceux qui occupent le bord libre des deux cloisons principales du poumon de la Salamandre maculée. Les cellules, qui les composent, sont plus fines et plus serrées. Sur des coupes longitudinales ou transversales, on aperçoit, courant entre les fibres et les entourant à la manière d'un manchon, de fins tractus connectifs (*cloisons pellucides*). Il est facile de se rendre compte, sur un poumon étalé, que ces gros cordons musculaires encerclent les orifices internes des diverticules principaux et que, entés les uns sur les autres, ils se poursuivent d'une façon continue d'un diverticule à l'autre, en formant, autour de la chambre centrale commune, un très important réseau contractile.

Dans le bord libre des cloisons de deuxième ordre (cloisons alvéolaires ou interalvéolaires), on trouve encore des faisceaux musculaires, mais moins développés; ils entourent les orifices des alvéoles et sont la continuation des bourrelets musculaires des cloisons principales. A ces faisceaux secondaires se raccordent des rubans moins importants encore, les uns lâches et étalés, les autres denses, prenant place dans l'épaisseur des cloisons. Ils se bifurquent, s'entrecroisent soit en gardant leur individualité, soit en échangeant, à l'occasion de leur rencontre ou de leur voisinage, quelques trainées de cellules, et ainsi, se divisant et s'anastomosant, arrivent à la paroi externe du poumon. Là, ils se continuent avec les fines travées musculaires qui, de plus en plus grêles, traversent en écharpe le fond des

alvéoles. On peut voir, par endroits, certains de ces faisceaux s'épanouir en éventail, essayant en quelque sorte leurs cellules que l'on retrouve disséminées un peu partout dans les cloisons et le fond des alvéoles, où elles gardent sensiblement la



FIG. 32

Poumon de *Rana esculenta* L. — Coupe transversale au voisinage de son extrémité. 20 μ . Formations musculaires. Formol. Hématéine-éosine. Gr.=19,4.

même direction générale que le faisceau dont elles proviennent.

En résumé, les formations musculaires du poumon de la Grenouille (Fig. 29 et 31) comprennent :

1° un réseau formé de puissants cordons musculaires circonscrivant dans ses mailles, entées les unes sur les autres, les orifices des diverticules principaux à leur débouché dans la chambre centrale commune ; c'est le *réseau diverticulaire*. Mais,

la chambre centrale, tapissée par un épithélium cylindrique à cellules ciliées et caliciformes, a la valeur d'une bronche ; le réseau diverticulaire règle donc les communications entre la cavité bronchique et les cavités respiratoires ;

2° des formations musculaires, en rapport avec les alvéoles et constituées par : a) un réseau dont les mailles circonscrivent les orifices alvéolaires à leur débouché dans les diverticules principaux, c'est le *réseau alvéolaire d'orifice* ; b) des faisceaux musculaires à disposition plexiforme, formant dans la paroi alvéolaire une armature délicate, c'est le *réseau alvéolaire pariétal*.

Cette division est commode pour la description et la représentation de l'ensemble, mais, en réalité, ces divers réseaux sont en continuité.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Les formations élastiques, contrairement à l'opinion de GAUP, sont, comme chez tous les Amphibiens d'ailleurs, d'une abondance et d'une richesse vraiment remarquables. Elles forment, au niveau des bourrelets musculaires, des faisceaux très importants dont les fibres constitutives, incluses dans les minces lames collagènes des manchons pellucides, courent entre les cellules musculaires lisses. Relativement grosses, elles le sont moins cependant que chez la Salamandre maculée. Des faisceaux principaux, qui encerclent les orifices des diverticules et des alvéoles, se détachent des faisceaux secondaires, les uns épais, les autres plus grêles, qui, en se divisant et s'anastomosant, se dirigent vers la périphérie. Ils aboutissent finalement dans la paroi superficielle du sac pulmonaire, où ils s'effilent en fines travées, composées elles-mêmes de fibres beaucoup plus ténues, qui dessinent, dans le fond des alvéoles, un plexus extrêmement riche et délicat.

Enfin, toutes ces travées émettent des fibres isolées, la plupart extrêmement fines, qui cheminent dans la mince couche conjonctive des cloisons et de la paroi générale du poumon et forment, en se bifurquant et s'anastomosant un grand nombre de fois, un plexus d'une excessive délicatesse remplissant tous les espaces libres compris entre les faisceaux élastiques de premier ou de second ordre.

Il faut noter qu'en se divisant, les cordons et faisceaux élas-

tiques restent unis par des fibres en arceaux jetées de l'un à l'autre en formant une sorte de palmure fibrillaire.

Les formations élastiques du poumon de la Grenouille commune sont, en somme, disposées sur un plan général comparable à celui qui préside à l'agencement des formations musculaires. En effet, dans cet appareil élastique, on trouve un réseau principal, entourant de ses boucles les orifices diverticulaires, sur lequel viennent s'enter des réseaux alvéolaires, comprenant des réseaux d'orifice et des réseaux pariétaux. Ces diverses formations sont d'ailleurs en continuité dans toute l'étendue du poumon.

Grenouille rousse, *Rana temporaria* L.

Les formations musculaires et élastiques du poumon de *Rana temporaria* sont à peu de chose près semblables à celles de *Rana esculenta*.

Discoglosse peint, *Discoglossus pictus* Otho.

Citant les travaux de MONDIO (114) sur les fibres et les terminaisons nerveuses du poumon du Discoglosse, A. OPPEL parle de ses fibres musculaires lisses, mais sans donner aucune précision sur leur situation et leur agencement.

Nous avons étudié le poumon du *Discoglossus pictus* Otho. sur des exemplaires dûs à l'obligeance de notre camarade et ami le docteur DIEUZEIDE, assistant de zoologie à la Faculté des Sciences d'Alger. L'organisation générale de cet organe ainsi que la disposition de ses formations musculaires et élastiques (Fig. 33) sont, chez cet Amphibien, essentiellement les mêmes que chez la Grenouille commune. Il suffit donc de se rapporter à la description précédente.

Pélodyte ponctué, *Pelodytes punctatus* Daud.

Nous n'avons rien trouvé, dans la littérature, sur les poumons du Pélodyte ponctué. Ils sont allongés et beaucoup plus petits que ceux des Grenouilles. Comme chez la Salamandre maculée, la Rainette verte et l'Alyte accoucheur, il s'agit de poumons

acineux beaucoup moins compliqués que ceux de la Grenouille et du Crapaud communs. On peut même dire que, dans la plus grande partie de leur étendue, ils répondent davantage au type que nous avons proposé d'appeler « multialvéolaire ».

Leur organisation générale est la même que chez la Grenouille.

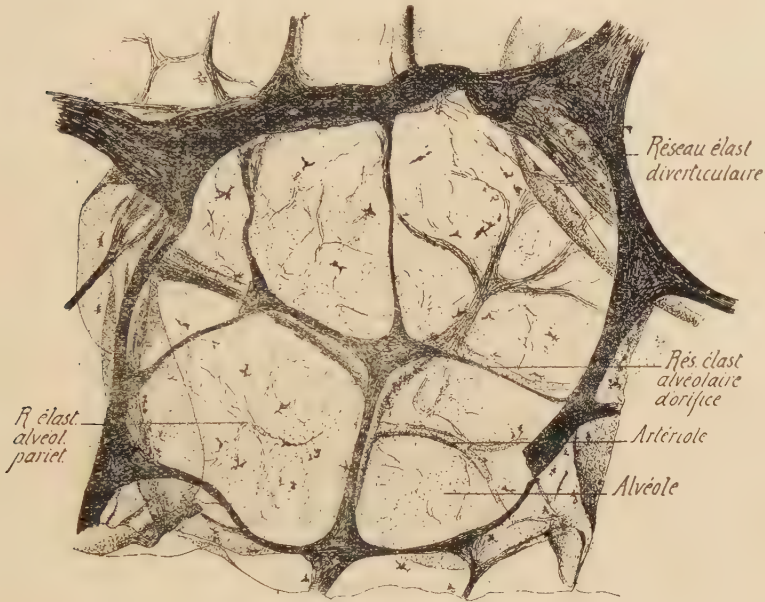


FIG. 33

Poumon de *Discoglossus pictus* Ottho. — Etalement d'un fragment de paroi. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr.=26,5.

TISSU MUSCULAIRE. — Les bourrelets musculaires, ourlant le bord libre des cloisons interalvéolaires, sont bien moins épais que chez *Rana esculenta* L. Ils forment une série d'anneaux entés les uns sur les autres d'où partent des faisceaux relativement peu importants qui parcourent en sautoir les parois latérales et le fond des alvéoles. Ces derniers faisceaux suivent une direction générale parallèle à l'axe de l'organe et cheminent soit isolément, soit plus souvent au contact ou au voisinage d'un vaisseau. Dans la paroi générale limitant extérieurement le poumon, on peut encore voir quelques fines travées musculaires longitudinales qui se poursuivent sur une certaine lon-

gueur en passant, sans s'interrompre, sur le fond de plusieurs alvéoles contigus. Dans l'intervalle de ces faisceaux, on trouve quelques cellules musculaires isolées, mais assez clairsemées.

Dans l'ensemble, musculature assez délicate, proportionnée au poumon lui-même et comprenant un réseau central d'orifice auquel se raccorde un réseau pariétal à direction majeure longitudinale.

TISSU ÉLASTIQUE. — Il est essentiellement constitué par de fins réseaux élastiques, dont les fibres s'insinuent entre les cellules des bourrelets musculaires et d'où partent des sangles élastiques relativement grêles, allant d'un bourrelet à l'autre en suivant, dans les parois alvéolaires, le même trajet que les muscles.

Alyte accoucheur, Alytes obstetricans Laur.

A. OPPEL (124, p. 276) relate simplement que le poumon de cet Amphibien est un peu moins développé que celui de la Grenouille, mais que ses cloisons renferment encore, au niveau de leur bord interne, des faisceaux de fibres musculaires lisses. Comme on va le voir, les dispositions des formations musculaires et des réseaux élastiques y sont bien autrement curieuses et tout à fait différentes de ce que nous avons vu jusqu'ici; elles méritent d'être étudiées en détail.

Petits, de forme globuleuse ou légèrement ovoïde, les poumons de l'Alyte accoucheur ont un aspect trapu, comme l'animal lui-même. De type acineux, ils sont beaucoup plus simples que ceux des Grenouilles. Les cloisons interalvéolaires, relativement basses, s'implantent perpendiculairement sur la paroi, qui est très épaisse comparativement à celle du poumon des autres Amphibiens, et les fonds alvéolaires ne font pas saillie à l'extérieur. Les chromatophores sont nombreux et volumineux, mais ne gênent pas l'examen si l'on a soin de n'examiner que des coupes de 30 microns et au-dessous. Comme chez les Grenouilles, les veines longent le bord libre des cloisons; les artères, périphériques, marchent dans les pieds des cloisons, immédiatement au-dessous de la séreuse qui se soulève à leur niveau.

Le bourrelet interne des plus grosses cloisons (cloisons veineuses) est bordé par un épithélium bronchique à cils vibratiles. Il n'en est pas de même au niveau du bord libre des cloisons plus petites, qui ne renferment pas de veines et où le réseau



FIG. 34

Poumon d'*Alytes obstetricans* Laur. — Coupe transversale. 30 μ .
Formations musculaires. Formol. Hématéine-éosine. Gr.=29.

capillaire et l'épithélium pulmonaire passent d'une face à l'autre sans la moindre interruption.

En somme, l'organisation générale est analogue à celle que nous avons observée chez les Grenouilles. Les dispositifs musculaire et élastique sont, par contre, très différents.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Au niveau de leur bord libre, les cloisons sont épaissies par des bourrelets musculaires. Ceux-

ci envoient, comme toujours, des faisceaux secondaires de dimensions variables, mais en général assez minces, qui cheminent dans l'épaisseur des cloisons et, se poursuivant jusque dans le fond des alvéoles, atteignent la paroi externe du sac pulmonaire. Cette paroi qui, en somme, n'est que l'ensemble des fonds alvéolaires, est épaisse et très musclée.

Si on l'étudie sur des coupes transversales et totales du poumon (Fig. 34), on remarque que cette paroi présente, sur tout son pourtour et à distances très rapprochées, d'énormes masses musculaires, beaucoup plus volumineuses que celles des bourietlets alvéolaires, qui forment souvent une légère saillie en dos d'âne à l'intérieur du poumon moyennement dilaté. Le nombre de ces masses musculaires n'a rien de fixe ; nous en avons compté vingt-trois sur une coupe transversale passant dans la région moyenne de l'organe. Elles sont constituées par des faisceaux de fibres musculaires lisses dont la direction est en général longitudinale ou légèrement oblique, rarement circulaire, du moins sur les séries que nous avons examinées. On peut trouver, parfois, dans la même formation des groupements de faisceaux ayant des directions différentes. Les fibres musculaires sont plus grosses que chez les Grenouilles et leurs noyaux nous ont paru plus courts et plus épais. Comme partout, elles sont unies et séparées tout à la fois par des lames collagènes (cloisons pellucides), particulièrement nettes lorsque les fibres sont coupées transversalement. En certains points, on peut voir les grêles faisceaux musculaires des cloisons se continuer et se perdre dans ces volumineux amas pariétaux. Dans l'intervalle de ces derniers, la paroi pulmonaire amincie, mais encore relativement épaisse, renferme de nombreuses cellules musculaires groupées en minces faisceaux qui se présentent sous des incidences diverses. Enfin, la charpente générale est constituée par du tissu conjonctif dont les fibres et les cellules remplissent tous les espaces laissés libres par le tissu musculaire.

Si l'on s'en tenait à ces notions, on n'aurait qu'une vue très incomplète et très erronée. Et de fait, nous avons cru tout d'abord nous-même qu'il s'agissait là de cordons musculaires à direction majeure longitudinale allant, en s'anastomosant

plus ou moins et en suivant des lignes méridiennes, d'une extrémité à l'autre de l'organe. Des fragments de parois, examinés à plat, nous ont montré qu'il en était tout autrement.

Nous avons pu ainsi nous rendre compte que ces gros amas musculaires formaient en réalité, non des cordons longitudinaux, mais des masses volumineuses, étalées dans l'épaisseur de la paroi, arrondies, souvent polygonales à quatre ou cinq côtés, disséminées régulièrement et à distances à peu près égales sur toute la surface du poumon, réalisant une disposition en quinconce. De ces centres musculaires partent des faisceaux qui, au nombre de quatre à cinq, rayonnent tout autour en les réunissant les uns aux autres. Ces centres sont plus rapprochés les uns des autres vers le pôle inférieur de l'organe. De la sorte, le poumon se trouve encagé dans un véritable filet contractile dont les grosses masses musculaires occupent les points nœuds et dont les faisceaux rayonnants dessinent les mailles.

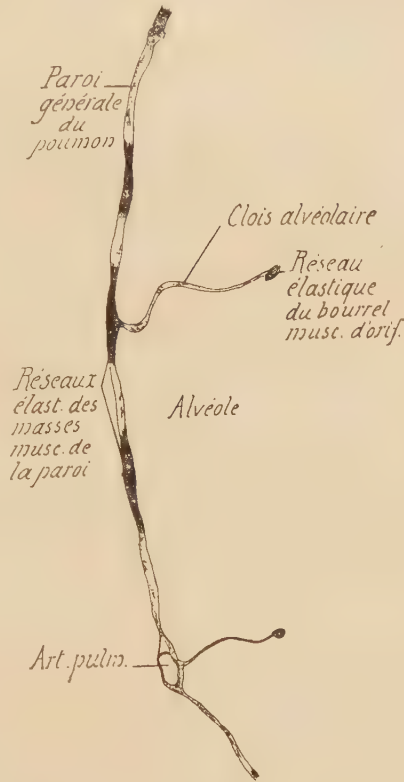


FIG. 35
Poumon d'*Alytes obstetricans* Laur. — Coupe transversale. 30 μ . Formations élastiques. Formol. Fuch sine ferrique. Gr.=29.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Le dispositif élastique (Fig. 35) est encore plus important peut-être ou, tout au moins, encore plus visible que l'appareil musculaire. Il est ordonné suivant le même plan général et comprend un réseau central moyennement développé, disposé, dans les bourrelets alvéolaires, à l'intérieur et autour des faisceaux musculaires. De ce réseau se détachent

des faisceaux élastiques assez grêles, qui parcourent les cloisons et vont se raccorder aux formations élastiques de la paroi générale. Ces dernières sont vraiment remarquables et forment, dans le tissu conjonctif de soutien des masses musculaires précédemment décrites, un réseau extrêmement compliqué et d'une analyse difficile tellement il est dense et serré. Les fibres, qui le composent, sont épaisses, autant et plus que celles que nous



FIG. 36

Poumon d'*Alytes obstetricans* Laur. — Étalement d'un fragment de paroi pulmonaire. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr.=20,5.

avons trouvées chez la Salamandre maculée. Elles cheminent, entre les fibres musculaires, dans les cloisons pellucides, constituant ainsi une véritable éponge élastique ayant, dans son ensemble, même forme et mêmes dimensions que l'éponge contractile avec laquelle elle est étroitement enchevêtrée. De ces centres partent, au nombre de quatre à cinq, de gros faisceaux élastiques, à direction radiaire, qui les relient entre eux. Chaque centre, avec les faisceaux qui en dérivent, prend ainsi l'aspect d'une étoile et l'ensemble du réseau a, comme pour le muscle et plus encore si possible parce que plus net, l'apparence d'un filet emprisonnant de toutes parts le sac pulmonaire. Dans l'intervalle des faisceaux, courent de fines fibres élastiques qui se bifurquent, s'anastomosent, et s'entremêlent en tous sens (Fig. 36).

En définitive, le poumon de l'Alyte accoucheur occupe une place tout à fait à part parmi tous ceux que nous avons exa-

minés. Son appareil musculo-élastique, particulièrement puissant, comprend deux parties bien distinctes :

1° Autour de la chambre centrale commune, un ensemble de cordons musculo-élastiques entés les uns sur les autres, dont



FIG. 37

Poumon de *Bufo vulgaris* Laur. — Coupe transversale, 20 μ .
Formel. Hématéine-éosine. Gr.=11,5.

les mailles circonscrivent les orifices alvéolaires et d'où se détachent des travées plus fines qui parcourent en tous sens les parois et le fond des alvéoles. Ce sont les réseaux alvéolaires d'orifice et alvéolaires pariétaux qui existent chez tous les Amphibiens. Les cordons qui limitent les cloisons veineuses ou

bronchiques, ourlées par une bordure de cellules à cils vibratiles, correspondent au réseau diverticulaire ;

2° A la périphérie de l'organe, un appareil musculo-élastique très développé, situé dans la paroi superficielle générale du poumon qu'il enveloppe à la manière d'un filet et que nous n'avons rencontré jusqu'ici chez aucun autre Amphibien.

Bien que ces deux appareils, se raccordant l'un à l'autre, soient en réalité solidaires, à cette dualité morphologique répond vraisemblablement une destination physiologique différente. Le premier est lié au fonctionnement mécanique de l'alvéole ; le deuxième est en relation avec la mécanique d'ensemble du sac pulmonaire.

Crapaud commun, *Bufo vulgaris* Laur.

Nous n'avons rien trouvé dans les auteurs sur les formations musculaires et élastiques du poumon du Crapaud commun. Nous avons constaté qu'il répond, en tous points, au type décrit sous le nom de poumon acineux et que son architecture est sensiblement la même que celle du poumon des Grenouilles. Nous noterons seulement que les artères contenues dans l'épaisseur des cloisons, tout en occupant dans celles-ci une situation périphérique par rapport à la position des veines, sont cependant moins fortement repoussées vers la base des cloisons que chez les Grenouilles (Fig. 37).

ISSU MUSCULAIRE. — La disposition des muscles est identique et calquée sur celle que nous avons trouvée et décrite chez *Rana esculenta* L. Mêmes réseaux de gros bourrelets musculaires autour des orifices des diverticules principaux et des alvéoles (Fig. 38) ; mêmes faisceaux anastomosés en riches plexus dans les cloisons et le fond des alvéoles, où ils deviennent de plus en plus ténus et, finalement, se résolvent en un semis de cellules isolées régulièrement disséminées au-dessous du réseau capillaire (Pl. I, A.). Nous remarquerons, toutefois, que les bourrelets musculaires sont beaucoup plus épais que chez la Grenouille commune, même au niveau des cloisons secondaires.

Enfin, même ordonnance du tissu conjonctif autour des cellules musculaires dans les faisceaux et, d'une manière générale, dans les cloisons et la paroi extérieure du poumon.

TISSU ÉLASTIQUE. — L'agencement du tissu élastique est en tout comparable à celui de la Grenouille commune (Fig. 39 ; Pl. I, B.).

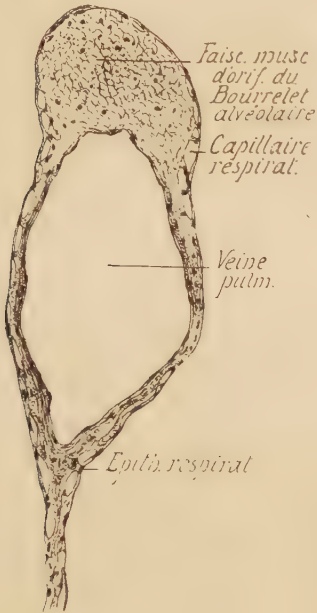


FIG. 38

Poumon de *Bufo vulgaris* Laur. — Bourrelet alvéolaire en coupe transversale, 20 μ . Faisceau musculaire alvéolaire d'origine. Formol. Hématéine-éosine. Gr.=192.

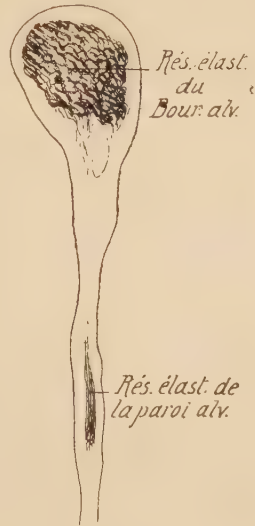


FIG. 39

Poumon de *Bufo vulgaris* Laur. — Bourrelet alvéolaire en coupe transversale, 30 μ . Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr.=192

Rainette verte, *Hyla arborea* Roesel

Nous avons enfin étudié le poumon de la Rainette verte (1). Petit et allongé, comme celui du Pélodyte ponctué, il est du type acineux, mais beaucoup moins compliqué que celui des Grenouilles.

TISSU MUSCULAIRE. — La disposition des fibres musculaires est la même que chez les Grenouilles et le Crapaud commun, mais, dans l'ensemble, l'appareil contractile est, toutes proportions gardées, bien moins puissant. Les bourrelets musculaires

(1) *Hyla arborea* Roesel = *Hyla viridis* Dum. et Bibr.

des cloisons sont encore épais, mais les réseaux et plexus, qui s'en détachent et se dirigent vers la surface du poumon, nous ont paru beaucoup moins délicats que ceux des Grenouilles.

TISSU ÉLASTIQUE. — Les mêmes remarques s'imposent pour les formations élastiques, dont l'ordonnance est encore conforme au type général déjà décrit.

III. Morphologie générale et histophysiologie des formations musculaires et élastiques du poumon des Amphibiens

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. — En résumé, les poumons des Amphibiens peuvent être ramenés à deux types principaux:

1° Ceux qui se réduisent à une cavité unique et que RENAULT a nommés poumons unialvéolaires. Tel est le cas du Protée et aussi des Tritons, bien que ces derniers puissent être considérés comme présentant un commencement de complication.

2° Ceux qui sont composés d'un grand nombre de petites cavités, simples ou composées, s'ouvrant par leurs orifices contigus dans une chambre commune centrale. Ce sont les poumons multialvéolaires et acineux, dont le type le plus complexe est représenté par le poumon des Grenouilles et des Crapauds.

A ces deux types dont le second n'est que la complication du premier, répondent deux modes de répartition des tissus musculaire et élastique.

Dans les poumons du premier groupe, les cellules musculaires lisses, assez régulièrement disséminées dans toute l'étendue du poumon et formant une couche presque continue, ont une direction majeure circulaire. Quelques-unes, cependant, isolées ou groupées en pinceaux discrets, les croisent, çà et là, obliquement ou longitudinalement.

Nous avons vu de même que, chez les Tritons, le réseau élastique, extrêmement riche et serré, entoure le poumon complètement et d'une façon uniforme, la direction prédominante des fibres de ce réseau étant nettement circulaire.

Donc, ce qui caractérise ce premier type de poumon, c'est que les réseaux des fibres musculaires et élastiques, orientés circulairement, forment une nappe régulière autour de l'organe.

Dans les poumons du deuxième type (poumons multialvéolaires)

res et surtout acineux), l'ordonnance des éléments musculaires et élastiques se complique en même temps que l'architecture de l'organe lui-même. Les réseaux musculaire et élastique, étroitement enchevêtrés avec les formations conjonctives de la paroi pulmonaire, forment un complexe dont les éléments sont en parfaite solidarité anatomique et fonctionnelle. Nous avons vu que, chez la plupart des Anoures, chez les Grenouilles en particulier, ces formations comprennent : *a)* un *réseau central* ou *diverticulaire*, très développé, encadrant les orifices des diverticules principaux et entourant la cavité centrale commune d'un véritable grillage musculaire et élastique ; *b)* un réseau périphérique, relié au précédent et orienté par rapport aux alvéoles : c'est le *réseau alvéolaire* qui se divise lui-même en *réseau alvéolaire d'orifice* et *réseau alvéolaire pariétal*.

Ce deuxième groupe est donc caractérisé par ce fait que la double armature musculaire et élastique comprend un réseau central important, d'où partent radialement des réseaux secondaires périphériques, encore riches et complexes, mais d'autant moins puissants qu'ils se rapprochent davantage de la surface de l'organe. Fait exception à cette règle le poumon de l'Alyte accoucheur, qui possède toujours un réseau central ou diverticulaire, mais chez lequel les éléments musculaires et élastiques ont pris une importance prépondérante dans la paroi générale superficielle du poumon.

La chambre centrale, pouvant être comparée à une bronche, les réseaux musculaire et élastique qui l'entourent immédiatement auront, en certains points tout au moins, la signification de formations bronchiques. De plus, les diverticules principaux ont, chez les Grenouilles et les Anoures en général, la même valeur morphologique que les conduits alvéolaires du poumon des Mammifères ; le réseau musculaire alvéolaire pourra donc être homologué aux sphincters lisses plexiformes du poumon des Mammifères et les fibres élastiques des alvéoles pourront être classées suivant la terminologie établie par GRANCHER pour le poumon humain.

HISTOPHYSIOLOGIE. — Ces faits établis, il nous faut voir maintenant, en nous reportant aux notions générales acquises sur la dynamique des fibres musculaires lisses et des fibres

élastiques, quels peuvent être le rôle et l'efficacité de ces dispositifs dans l'acte de la respiration. Mais, avant d'aller plus loin, nous tenons à préciser que l'essai histophysiologique qui va suivre n'a d'autre but que d'apporter quelques indications sur le jeu des formations musculaires et élastiques dans le mécanisme de la respiration chez les Amphibiens, indépendamment de tout autre facteur : mouvements respiratoires, circulation pulmonaire, échanges gazeux, etc. En abordant cette question, notre seule ambition a donc été d'ajouter, au chapitre de la respiration chez ces animaux, un complément d'informations sur le seul comportement des tissus musculaire et élastique.

Les Amphibiens, n'ayant pas de côtes ou n'en possédant que des rudiments, ne peuvent amplifier leur capacité thoracique à la manière des Mammifères. Chez eux, l'inspiration s'effectue par une sorte de déglutition résultant de la contraction des muscles de la cavité pharyngienne, l'expiration étant le fait de l'élasticité propre du poumon, à laquelle se joignent la différence des pressions aériennes intrapulmonaire et extérieure, probablement aussi pour certains auteurs l'action des muscles pariétaux et peut-être encore, ainsi que nous allons le voir, le jeu de la musculature intrinsèque du poumon lui-même.

Les choses se passent de la manière suivante, chez une Grenouille par exemple. La bouche est maintenue fermée ; au moment de l'inspiration, l'os hyoïde s'abaisse en entraînant le plancher de la cavité buccale qui s'agrandit, d'où appel d'air qui pénètre librement par les narines. Celles-ci sont ensuite obturées, intérieurement, par le jeu d'une petite valvule et par l'application de la langue, tandis que le gosier, se contractant, chasse l'air dans la glotte et les poumons. C'est à ce mode inspiratoire que MILNE EDWARDS a donné le nom de pompe foulante des Amphibiens, par opposition à la pompe aspirante des Mammifères. Tel est le mécanisme très simple de l'inspiration.

Ayant un lot de Discoglosses peints venant des environs d'Alger, nous avons eu tout le loisir d'observer les mouvements respiratoires. On remarque que le plancher buccal s'abaisse et remonte sans cesse d'un mouvement plus ou moins rapide,

mais toujours régulier et uniforme. Portons, au bout d'une pince, quelques fines brindilles de coton au voisinage d'une des narines, en ayant soin de maintenir l'extrémité de la pince, non en avant, mais en arrière et un peu en dehors, afin d'être bien dans la direction du courant aérien. A chaque abaissement du plancher buccal, les brindilles de coton sont attirées pour revenir aussitôt à leur position initiale. Donc, chaque mouvement entraîne l'appel d'une certaine quantité d'air, qui est aussitôt refoulé dans la glotte. Chaque abaissement du plancher de la bouche répond à autant de coups de pompe donnés dans le poumon, qui se laisse distendre passivement grâce à l'extrême richesse de son réseau élastique. Au bout d'un certain nombre d'inspirations, qui paraît n'avoir rien de fixe, on aperçoit un léger et très rapide retrait des flancs, tandis qu'un minuscule repli cutané est mobilisé, d'avant en arrière, au niveau du bord antérieur de chaque narine et que l'indicateur de coton est brusquement repoussé en arrière. Il s'agit là, évidemment, d'un mouvement d'expiration.

Il faut se demander, maintenant, comment se comportent spécialement les dispositifs musculaire et élastique, que nous avons toujours trouvés très importants dans le poumon des Amphibiens, et définir leur rôle particulier dans la mécanique de la respiration.

TISSU ÉLASTIQUE. — Pendant l'inspiration, le poumon lui-même est complètement passif. Réseaux musculaire et élastique se laissent seulement distendre, du fait de l'accumulation de l'air à l'intérieur du sac pulmonaire, dans les limites permises par leur élasticité propre et par la déformabilité de la paroi abdominale.

Dans l'expiration, par contre, le poumon revient sur lui-même du fait de son élasticité propre, qui est très grande.

Nous voyons donc qu'un rôle majeur est dévolu au tissu élastique. C'est lui qui permet au poumon de se distendre, considérablement parfois et dans tous les sens, tout en conservant sa forme et ses proportions, et de revenir ensuite sur lui-même lorsque, la glotte étant béante, les pressions extra et intra-pulmonaires tendent à s'équilibrer. Il est donc l'agent principal, sinon unique, de l'expiration.

Cet appareil a encore un autre rôle. Avec le tissu conjonctif, dans lequel il est plongé, il sert de support en même temps que d'appui aux fibres musculaires lisses et contribue ainsi à maintenir l'ensemble de la musculature en parfaites harmonie et solidarité.

TISSU MUSCULAIRE. — Nous avons vu que les formations musculaires sont toujours très développées dans le poumon des Amphibiens et que leur répartition et leur orientation se superposent à celles du tissu élastique. Nous savons, d'autre part, que celui-ci pourrait suffire à assurer à lui seul l'expulsion de l'air pendant l'expiration, sans que l'on ait besoin de faire intervenir les fibres musculaires, sauf dans le cas d'expiration forcée.

Cependant, le rôle de ces formations si développées ne saurait être raisonnablement tenu pour négligeable. L'expérimentation seule pourrait nous fixer sur leurs fonctions, au sujet desquelles nous ne pouvons fournir que des données hypothétiques, sujettes à révision ou, tout au moins, à vérification.

La propriété essentielle du tissu musculaire est la contractilité. Dans le cas des fibres musculaires lisses, qui nous occupent ici, la contraction et la décontraction sont lentes et soutenues. Il est donc nécessaire de les considérer, dans l'étude de leur rôle probable dans la mécanique respiratoire, à l'état d'activité, autrement dit de contraction, et à l'état de repos ou de relâchement.

1° Voyons, tout d'abord, ce qui doit se passer lorsque le dispositif musculaire de l'appareil pulmonaire des Amphibiens se contracte. Ici encore, une distinction doit être faite, suivant que la glotte est ouverte ou fermée.

a) Lorsque la glotte est fermée, l'action mécanique s'exerce sur une masse gazeuse élastique et tendue, emprisonnée dans une cavité close et déformable. Ceci posé, on peut se demander comment doivent se comporter, en revenant sur eux-mêmes, les différents réseaux, diverticulaire et alvéolaires, dont l'ensemble constitue le dispositif musculaire général de l'organe.

En premier lieu, il paraît logique d'admettre avec H. KÖNIGSTEIN et E. SUCHARD que, du fait de sa situation entre la chambre centrale commune et les alvéoles périphériques, le dispositif des

travées diverticulaires doit, par sa contraction, chasser une partie de l'air de la cavité centrale dans les alvéoles. En même temps, chacun des sphincters que forme ce réseau autour des orifices diverticulaires tend à revenir sur lui-même, diminuant d'autant ces derniers. Il en est de même des réseaux alvéolaires (fibres orificielles et fibres pariétales) dont la mise en action aboutit, évidemment, à la diminution de l'ouverture et de la capacité de chaque alvéole au moment considéré.

Il est probable, pour ne pas dire certain, ainsi que le fait remarquer E. SUCHARD, que ces deux appareils, diverticulaire et alvéolaire, solidaires morphologiquement, le sont aussi fonctionnellement et qu'ils se contractent en même temps. Il paraît, en effet, difficile d'admettre, avec KÖNIGSTEIN, que les bourrelets du bord libre des cloisons puissent, en se contractant séparément et pour leur propre compte, obturer les orifices alvéolaires de tel ou tel secteur pulmonaire isolé, en emprisonnant l'air contenu dans les alvéoles.

De ce retrait synergique des deux appareils contractiles, central et périphérique, résulte un certain nombre de conséquences. La première est très certainement un brassage général de l'air et l'utilisation aussi complète que possible, au niveau des surfaces alvéolaires, de l'air contenu dans la chambre centrale ; cette dernière, non respiratoire, jouant à la fois le rôle de système bronchique et de réservoir aérien. La deuxième conséquence est l'augmentation de la pression intra-pulmonaire, augmentation destinée à maintenir une certaine pression optimale indispensable au meilleur rendement des échanges gazeux. En dernier lieu, le plus ou moins grand degré de fermeture des orifices diverticulaires et alvéolaires, joint aux actions précédentes, permet de comprendre comment l'appareil musculaire joue, dans son ensemble, le rôle d'un appareil de régulation du débit aérien à l'intérieur des cavités respiratoires ; ces différents processus intervenant dans certaines circonstances occasionnelles que l'analyse physiologique pourrait seule préciser.

b) Lorsque la glotte est ouverte, le poumon, comme nous l'avons déjà dit, est capable de revenir sur lui-même du seul fait de son élasticité propre et de la différence des pressions

aériennes, intra-pulmonaire et extérieure. On comprend cependant que, dans le cas d'une expiration forcée devenue nécessaire, la musculature lisse intrinsèque du poumon puisse venir renforcer l'action des fibres élastiques et soit l'agent de la rétraction complémentaire du sac pulmonaire. Il est même probable que les fibres musculaires ne sont pas absolument passives pendant l'expiration normale et que leur contraction opportune peut encore intervenir efficacement en sollicitant le retrait des parois élastiques des cavités respiratoires.

De plus, d'après SUCHARD, et c'est aussi notre opinion, l'armature musculaire, qui entoure la chambre centrale en même temps que les orifices des diverticules principaux, aurait encore une autre action. En se contractant, les travées musculaires, limitant le bord interne des cloisons principales, tendent à se rapprocher les unes des autres en même temps qu'elles se raccourcissent. Certaines arrivent même au contact, de telle sorte que les surfaces tapissées de cellules à cils vibratiles étant très rapprochées et diminuées de longueur, les chemins à parcourir par les corps étrangers sont de même raccourcis. La chambre médiane prend bien alors, dans toute son acception, la signification d'un véritable système bronchique.

2° Il est encore permis de se demander si, en dehors de l'état de contraction ci-dessus envisagé, les fibres musculaires lisses du poumon n'ont pas une autre action. On sait, en effet, que les muscles possèdent une propriété particulière, sorte de semi-contraction, que l'on nomme tonus musculaire. Or, cet état n'est pas permanent en ce qui concerne les fibres musculaires lisses, qui présentent de petits mouvements alternatifs de contraction et de relâchement. Ces mouvements myogéniques incessants, auxquels on a donné le nom d'oscillations rythmiques du tonus, ont été bien étudiés sur le muscle moteur intestinal par BAYLISS et STARLING (5 bis). On peut induire avec quelque vraisemblance qu'il se produit peut-être des mouvements analogues au niveau des muscles lisses des poumons, dont l'action ininterrompue provoque, au sein de la masse aérienne intrapulmonaire, des mouvements de brassage favorables à une meilleure réalisation des échanges gazeux.

Tel paraît être, en définitive, le résultat global et immédiat,

envisagé du seul point de vue de l'histophysiologie de la fibre musculaire lisse, de la contraction synergique de ces différents réseaux musculaires chez les Amphibiens à poumon multi-alvéolaire (Salamandres) ou acineux (Grenouilles, Discoglosses, Crapauds, etc.).

Bien que le poumon de l'Alyte accoucheur présente des particularités morphologiques un peu différentes, le fonctionnement de son dispositif musculaire est encore réductible, dans les conditions normales de la respiration, aux mêmes actions que celles que nous venons d'envisager chez les autres Anoures. Mais, chez ce dernier Amphibien, l'armature contractile la plus superficielle affecte, dans la paroi même du sac pulmonaire, une disposition tout à fait remarquable et une importance considérable et doit être vraisemblablement en rapport avec des propriétés particulières de l'expiration, liées peut-être elles-mêmes au chant de ces animaux.

Nous avons vu, enfin, que chez les Amphibiens les plus inférieurs, à la simplicité du poumon correspond une organisation très simple, en nappe régulière, de leurs formations musculaires ; mais ces dernières agissent encore, sur l'unique alvéole qui constitue le poumon, exactement de la même manière que les réseaux éparpillés autour des cavités et alvéoles respiratoires des poumons les plus compliqués.

CHAPITRE III

POUMONS DES REPTILES : MORPHOLOGIE GÉNÉRALE ET STRUCTURE; HISTOLOGIE; MOUVEMENTS RESPIRATOIRES — DISPOSITIFS MUSCULAIRE ET ÉLASTIQUE : HISTORIQUE; ÉTUDE DE CES DIFFÉRENTES FORMATIONS CHEZ LES SAURIENS, LES OPHIDIENS, LES CHÉLONIENS ET LES CROCODYLIENS — MORPHOLOGIE COMPARATIVE DE CES DEUX TISSUS ET HISTOPHYSIOLOGIE.

I. Poumons des Reptiles

Avant d'aborder l'étude des formations musculaires et élastiques de l'appareil pulmonaire des Reptiles, il nous faut, comme nous l'avons fait pour les Amphibiens, donner quelques indications sommaires mais indispensables sur l'organisation générale, la structure et ce que l'on pourrait appeler la dynamique respiratoire des poumons de ces animaux.

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE ET STRUCTURE. — Bien que quelques-uns d'entre eux passent une grande partie de leur existence dans l'eau, les Reptiles sont complètement adaptés à la vie terrestre et, dès leur naissance, respirent exclusivement à l'aide de poumons.

Ils présentent de ce fait des différences notables avec les Amphibiens qui vivent, sinon toujours dans l'eau, tout au moins dans une atmosphère plus ou moins saturée d'humidité. Les modifications portent principalement sur les téguments qui deviennent cornés, perdent à peu près complètement leurs glandes et, pour ces raisons, ne sont plus aptes à la respiration

cutanée. L'appareil respiratoire se complique ; en plus de bronches intrapulmonaires, déjà ébauchées chez les Amphibiens et, chez les Reptiles, beaucoup mieux individualisées, il se développe encore chez ces derniers un système de voies aérophores extrapulmonaires.



FIG. 40
Poumon d'Orvet
fragile, *Amphisbaena fragilis*
Dum. et Bibr.

Les voies aérophores extrapulmonaires font suite à la glotte. Elles comprennent dans leur ensemble un canal impair, la trachée, qui, après un parcours plus ou moins long, se divise en deux bronches, droite et gauche, parfois très courtes (Fig. 13 et 40) (1), s'ouvrant chacune dans un poumon. Au point de vue histologique, ces conduits ont la structure suivante : *a*) à l'extérieur, une lame fibro-élastique dans l'épaisseur de laquelle se trouvent logés des anneaux cartilagineux plus ou moins complets et des fibres musculaires lisses, ces dernières pouvant manquer ; *b*) à l'intérieur, une muqueuse revêtue d'un épithélium cylindrique stratifié à cellules à cils vibratiles et à cellules caliciformes. Les voies d'amenée de l'air sont donc constamment humectées par le mucus fourni par les cellules caliciformes.

Les voies aérophores extrapulmonaires apparaissent pour la première fois dans le poumon des Sauriens et en particulier chez les Lézards dont le poumon acineux répond au type d'organisation le plus simple que l'on trouve chez les Reptiles.

Dans le genre *Lacerta* L., *Lacerta viridis* Daud., *L. muralis* Dum. et Bibr., *L. stirpium* Daud., le poumon est acineux. RENAUT (143, p. 501), s'en rapportant vraisemblablement à MILNE EDWARDS (109, p. 395), décrit ainsi celui du Lézard gris (*L. muralis* Dum. et Bibr.). La bronche aborde le poumon au niveau de son extrémité antérieure, mais ne pénètre pas. Son tissu

(1) Les bronches sont extrêmement courtes chez les Lézards, les Caméléons... ; elles seraient même inexistantes chez les Scinques et les Geckos (109 p. 279).

fibreux se sépare en deux bandelettes qui passent, chacune, sur une des faces du poumon et vont se rejoindre à son extrémité postérieure. De ces bandelettes, qui marquent le trajet des vaisseaux sanguins de distribution, partent à angle droit, des bandelettes secondaires lesquelles, se divisant à leur tour, toujours à angle droit, limitent les orifices d'entrée des diverticules principaux. La cavité centrale commune se trouve donc entourée par un treillis fibreux formant un véritable appareil de soutènement à l'intérieur du poumon. Enfin, pour RENAULT toujours, les parois de ces nervures sont revêtues d'un épithélium du type respiratoire et non d'un épithélium cylindrique cilié, émanant de la bronche.

En réalité, les choses ne se passent pas tout à fait ainsi et nous tenons pour plus vraie la description qu'a donnée par la suite E. SUCHARD (172, p. 186 et 187) et qui est conforme à ce que nous avons trouvé nous-même. Voici, à ce point de vue, ce que nous avons observé chez *Lacerta viridis* Daud. et *Lacerta muralis* Dum. et Bibr.

La paroi du sac pulmonaire comprend trois couches, comme partout ailleurs : la séreuse, la couche fibro-musculo-élastique qui renferme l'appareil hématophore et la surface respiratoire. Les deux couches internes se redoublent pour former des diverticules plus ou moins profonds qui s'ouvrent intérieurement dans une chambre centrale commune et sont eux-mêmes divisés en compartiments plus petits ou alvéoles. Ceux-ci, de taille variable, ont été étudiés quant à leur nombre et à leur disposition par MILANI (106, p. 18). Diverticules et alvéoles sont, en général, plus profonds sur le bord interne de l'organe, dispositif que MECKEL (102, pl. 2, fig 1 et 2) avait déjà représenté chez les Geckos et les Agames. En somme, l'organisation générale est la même que celle que nous avons rencontrée chez les Grenouilles et le Chapaud commun. De même que chez les Amphibiens, le bord libre des cloisons diverticulaires et alvéolaires supporte une charpente musculaire, remarquablement développée sur les premières dont les bourrelets sont très épais.

Ainsi se constitue, tout autour de la chambre centrale commune, un puissant réticulum contractile, qui, nous allons le voir, représente l'armature d'une bronche intrapulmonaire,

mais bronche réticulée et étalée suivant l'expression de PAUL BERT (8).

La bronche extrapulmonaire, munie de ses anneaux cartilagineux, aborde le poumon par son sommet, elle ne pénètre pas, mais se fend et ses parties s'étalent en se divisant et s'anastomosant pour former le réseau dont il vient d'être question. En même temps, les pièces cartilagineuses, après avoir formé, ainsi que l'ont montré Fr. LEYDIG (89) sur *Lacerta agilis* Latr. et Sonn (1) et E. SUCHARD sur *Lacerta viridis* Daud., des îlots sporadiques au sein des travées musculaires situées du côté interne du poumon, disparaissent peu à peu. Enfin, à l'entrée du poumon, une de ces travées musculaires se dispose annulairement pour constituer le sphincter de VOGT et YUNG (187, p. 717), qui a probablement un rôle de fermeture (124, p. 298). Les gros bourrelets musculaires qui règnent sur le bord libre des cloisons principales sont tapissés par un épithélium formé d'une couche de cellules à cils vibratiles entremêlées de cellules caliciformes, en continuité avec l'épithélium bronchique. Tous les auteurs qui, depuis Th. WILLIAMS (192), se sont occupés des poumons des Amphibiens et des Reptiles, ont constaté la présence de cet épithélium. Seul, RENAUT (143, p. 501) nie son existence dans le poumon de *Lacerta muralis* Dum. et Bibr. et omet de le signaler dans son étude du poumon des Grenouilles. Il existe cependant et nous l'avons trouvé formant une large bordure tout le long des travées internes du poumon du Lézard vert. Nous l'avons observé de même et très nettement chez le Lézard gris (Fig. 47), mais, chez ce dernier, les cellules ciliées sont assez basses, très peu nombreuses et ne forment que des îlots relativement petits le long des bourrelets musculaires, même les plus épais. C'est ce qui explique sans doute pourquoi RENAUT ne les a pas vus.

E. SUCHARD a toujours trouvé une artère et une veine dorsales, une artère et une veine ventrales. Ce qui nous a surtout frappé, c'est que les vaisseaux sanguins principaux sont péri-

•(1) Nous avons fait nos observations, en ce qui concerne la destinée des pièces cartilagineuses à l'entrée du poumon, sur *Lacerta muralis* Dum. et Bibr. (Fig. 47). — *Lacerta agilis* (Miller, Latr. et Sonn.) et *Lacerta muralis* (Dugès, Gachet, Fatio, Dum. et Bibr.) sont synonymes.

phériques; on n'observe pas, comme chez les Amphibiens, de grosses veines immédiatement au contact des bourrelets musculaires centraux. C'est à peine si l'on y rencontre ça et là quelques petits vaisseaux peu importants, artérioles ou veinules.

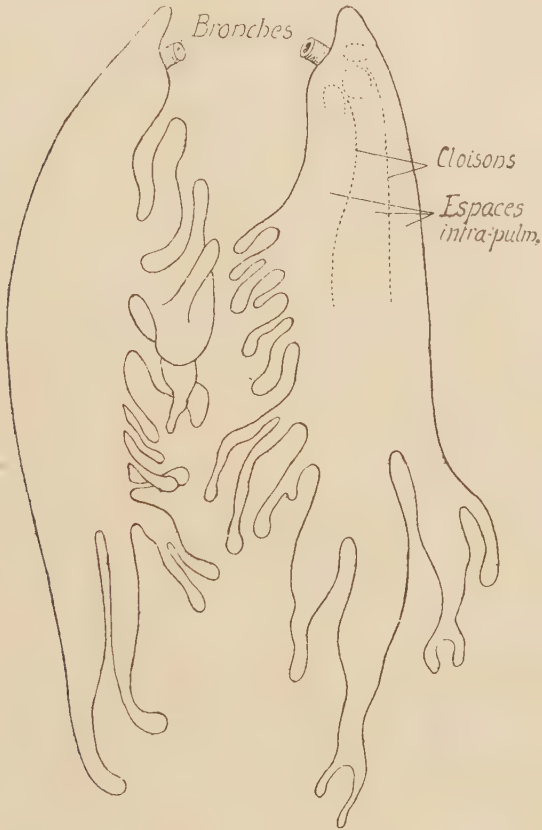


FIG. 41

Poumon de Caméléon vulgaire, *Chamæleon vulgaris* Cuv. —
D'après WIEDERSHEIM.

Le poumon des Lézards, en plus de l'intérêt que présente son organisation propre, méritait de retenir notre attention, car il établit une forme de passage intéressante entre l'appareil respiratoire des Amphibiens et celui des Reptiles.

Chez l'Orvet fragile (*Anguis fragilis* Dum. et Bibr.), l'organisation générale de l'appareil pulmonaire est la même. Les pièces cartilagineuses de la bronche se terminent à l'entrée du

poumon, à peu de chose près, de la même manière que chez le Léopard gris, ainsi que l'on peut s'en rendre compte sur la reproduction d'une coupe figurée dans A. OPPEL (Fig. 43). Les bourrelets musculaires des cloisons diverticulaires sont particulièrement développés et supportent de nombreuses cellules à cils vibratiles et caliciformes. Il faut noter l'allongement des deux poumons et l'atrophie partielle de l'un d'eux (Fig. 40), ce qui tient évidemment à la forme étroite et allongée du corps de l'animal et marque une tendance vers le poumon pour ainsi dire unique de la plupart des Ophidiens.

Nous ne pouvons quitter les Sauriens, sans dire un mot des poumons si particuliers des Caméléons (Fig. 41). Leur partie antérieure est divisée par deux cloisons longitudinales en trois grandes chambres parallèles dans chacune desquelles débouche une bronche; en arrière, la cavité est unique. Enfin, leur bord postérieur et la plus grande partie de leur bord inférieur présentent de nombreux appendices, plus ou moins longs, les uns fusiformes, les autres en forme de lobes ou de massues, qui peuvent s'étendre très loin en arrière (190, p. 297). Cette disposition, déjà constatée par PERRAULT (130), est remarquable et la présence des cloisons antérieures est un acheminement vers le poumon lobulaire simple de la Tortue. L'apparition des poches aérifères postérieures et inférieures indique de plus une tendance très nette vers l'organisation si particulière du poumon des Oiseaux; mais, tandis que chez ceux-ci cette disposition est intimement liée à la fonction de voler, elle n'aurait ici d'autre but que de permettre à l'animal de se gonfler, lorsqu'il est excité ou veut effrayer ses ennemis (JOHN VON FISCHER).

Les poumons des Ophidiens, quoique relativement simples, présentent toutefois un certain nombre de particularités remarquables. Ils font suite, directement et sans l'intermédiaire de bronches, à une trachée très longue présentant parfois des alvéoles respiratoires; ils sont très allongés, ce qui tient à la forme générale du corps. Ils sont de plus très inégaux, l'un d'eux étant beaucoup plus développé que l'autre. Nous avons vu que cette différence commençait déjà à se manifester chez un Saurien serpentiforme, l'*Anguis fragilis* Dum. et Bibr. Souvent, le poumon atrophié est tout à fait rudimentaire (Couleuvre à

collier, *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr. (Fig. 14) ; il peut même manquer complètement chez un grand nombre de serpents venimeux. Cet arrêt de développement porte tantôt à droite, tantôt à gauche (MILNE EDWARDS), mais beaucoup plus souvent à gauche (WIEDERSHEIM, CLAUS). On ne trouve alors qu'un seul poumon en forme de sac ou de tube très allongé, qui s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure de l'abdomen. La partie antérieure est seule apte à la respiration ; les portions postérieure et même moyenne ont seulement la signification d'un réservoir aérien, comparable aux poches abdominales des Oiseaux et dont nous aurons à étudier le rôle.

Au point de vue de sa structure, la partie antérieure ou respiratoire rappelle les dispositions que nous avons observées chez les Amphibiens et les Sauriens (Fig. 49). Les deux couches internes se plissent et les cloisons ainsi formées limitent des logettes qui peuvent rester relativement simples (*Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr.) ou, en se compliquant davantage, forment autour de la cavité centrale de l'organe une masse alvéolaire très épaisse, ainsi que cela se voit chez quelques espèces du genre *Boa* (109, p. 310).

Si l'on prend pour type le poumon de la Couleuvre à collier, observé dans la partie moyenne de sa zone respiratoire, on voit, sur des préparations à plat (Fig. 50), que les bords libres des cloisons, larges et étalés, dessinent par leur ensemble des mailles arrondies ou ovalaires, plus inégales que celles des Lacer tiens. Les diverticules correspondant à ces orifices se décomposent en logettes secondaires ou alvéoles ; il s'agit donc, là encore, d'un poumon du type acineux. Les vaisseaux principaux sont périphériques. Les artérioles et les veinules cheminent au contraire dans l'épaisseur des cloisons. Ces dernières se renflent au niveau de leur bord libre en bourrelets musculaires. Sur les cloisons principales, ces épaississements sont très développés et tapissés par un épithélium cylindrique simple à cellules ciliées entremêlées de cellules caliciformes, continuant manifestement l'épithélium bronchique. L'épithélium des bourrelets repose sur la travée musculaire sous-jacente, dont il n'est séparé que par une mince vitrée ou bien encore parfois par une couche de tissu conjonctif, dans laquelle on peut trou-

ver quelques capillaires sanguins qui ne jouent évidemment aucun rôle dans les échanges gazeux.

Partout ailleurs, dans les parois alvéolaires et le bord libre des cloisons de deuxième ordre, courent les capillaires de l'hématose ; relativement volumineux, ils font saillie à la face interne des cavités respiratoires et sont recouverts par l'épithélium plat de la surface respiratoire.

De plus, chez la Couleuvre à collier, la trachée aborde directement le poumon en se dilatant; son armature cartilagineuse s'épuise dans la paroi des cloisons et, au point d'insertion du poumon rudimentaire, fournit un anneau à l'orifice d'entrée de cet organe.

Chez les Chéloniens, les poumons fortement adhérents au périoste de la carapace, occupent toute la partie supérieure de la chambre viscérale, l'étage inférieur contenant le cœur, le tube digestif et ses annexes, les organes génito-urinaires.

Après un trajet plus ou moins long, la trachée se bifurque en deux bronches bien développées (Fig 15). Chacune d'elles, munie de son squelette cartilagineux, pénètre dans le poumon correspondant à une certaine distance de son extrémité antérieure, puis, devenue intrapulmonaire, se prolonge en suivant son bord interne jusqu'à l'extrémité postérieure. Ces bronches ne se divisent pas, mais elles présentent une série de larges orifices, dix à douze chez la Tortue grecque et les Tortues terrestres, un plus grand nombre chez les Tortues marines (MILNE EDWARDS), s'ouvrant chacun dans une grande poche aérienne.

Les poumons des Tortues sont, en effet, divisés par des cloisons transversales en vastes compartiments disposés en deux séries, de part et d'autre de la bronche avec laquelle ils communiquent directement. Chacune de ces poches est recoupée, à son tour, par des cloisons dont les bords libres, épaissis par un faisceau musculaire et tapissés par un épithélium cilié, représentent dans leur ensemble une bronchiole réticulée analogue à celles que nous avons vues jusqu'ici. Il en résulte la formation de loges de deuxième ordre, qui se divisent et se subdivisent elles-mêmes en alvéoles de formes et de dimensions variables (Fig. 52 et 54). Chacun des compartiments principaux, avec sa cavité centrale revêtue d'un épithélium bronchique et

dans laquelle débouchent des diverticules périphériques de deuxième ordre ayant chacun la valeur d'un conduit alvéolaire, forme ainsi un ensemble qui, pour compliqué qu'il soit, répond à l'organisation d'un poumon acineux. Le poumon des Tortues est donc un poumon multiacineux, aussi l'avons-nous rangé parmi les poumons lobulaires simples (Fig. 4), lorsque nous avons fait la morphologie générale de cet organe dans la Série.

La bronche intrapulmonaire, que nous voyons apparaître ici pour la première fois en tant qu'organe à peu près complètement individualisé, est maintenue béante par un dispositif cartilagineux très spécial, que nous avons étudié par la méthode de démonstration macroscopique du tissu cartilagineux de VAN WILHE et par l'observation de coupes en série, chez *Cistudo europæa* Dum. et Bibr. et *Testudo mauritanica* Dum. et Bibr.

Chez la Cistude d'Europe, en particulier, les anneaux cartilagineux de la bronche extrapulmonaire, complets et isolés, mais parfois aussi bifurqués, perdent leur régularité en abordant le poumon. Ils se bifurquent et s'anastomosent, en même temps que la bronche se dilate. Devenus intrapulmonaires, ils se divisent, se fragmentent et se raccordent un grand nombre de fois, constituant ainsi autour de la lumière bronchique un réseau irrégulier discontinu qui échappe à toute description. Ce réseau cartilagineux, comparable à un grillage fin et très délicat, forme autour de chacun des orifices des compartiments de premier ordre, un anneau irrégulier et plus ou moins fragmenté. Ces anneaux, qui sont disposés en alternant de part et d'autre de la bronche en deux séries longitudinales, émettent de courtes épines dans la direction des cloisons alvéolaires. Indépendamment de ces formations, on trouve dans l'épaisseur des cloisons alvéolaires les plus voisines de la bronche de petits nodules cartilagineux complètement isolés.

Le comportement des bronches est à peu près le même chez les Tortues de mer, mais leur diamètre va en décroissant et leurs parois, maintenues par des cerceaux cartilagineux bien développés dans leur moitié antérieure, deviennent fibromembraneuses dans leur partie postérieure, qui présente de nombreux orifices donnant dans autant de compartiments principaux,

Dans la bronche et sur les gros bourrelets musculaires des compartiments acineux, l'épithélium est cylindrique cilié. Sur les parois alvéolaires, au-dessus du réseau capillaire à mailles inégales et très petites, l'épithélium est du type respiratoire (Pl. III, B).

Les vaisseaux sanguins, artères et veines, cheminent dans la charpente conjonctive des parois et des cloisons.

Les poumons des Crocodiliens adhèrent eux aussi à la paroi dorsale du thorax (110, p. 199). Non seulement, la bronche pénètre à l'intérieur du poumon, mais elle y forme un tube complet et conserve ses pièces cartilagineuses jusqu'à une certaine distance. Elle devient ensuite membraneuse et donne naissance en avant, en arrière et sur les côtés, à cinq conduits courts et également membraneux, s'ouvrant chacun dans une poche aérienne. Ces chambres sont subdivisées à leur tour par une multitude de cloisons dont les bords libres, épaissis, forment un réseau à mailles arrondies très compliqué. Malgré l'agglomération considérable des logettes et alvéoles ainsi délimités, l'organisation générale de ce poumon ressemble à ce qui existe chez les Chéloniens (MILNE EDWARDS, RENAUT) et nous avons affaire ici encore à un poumon pluriacineux ou lobulaire simple. On peut, avec RENAUT (143, p. 503), donner le nom de bronchiole intralobulaire à la bronche membraneuse axiale et celui de bronchioles terminales aux conduits qui en partent. Il faut accueillir avec plus de réserve l'affirmation de RENAUT suivant laquelle l'épithélium cilié des canaux aérophores cesserait d'exister dès l'orifice des grandes poches aériennes. Une telle disposition, en raison même de son caractère exceptionnel, mériterait d'être recherchée sur des objets opportuns, qui malheureusement nous ont fait défaut.

HISTOLOGIE. — Nous ne signalerons que les dispositions les plus marquantes observées au niveau des trois plans : respiratoire, conjonctivo-élastique et séreux.

1° SURFACE ÉPITHÉLIALE INTERNE. — Les cellules qui la forment, répondent, suivant les points, au type bronchique (cellules cylindriques ciliées) ou au type respiratoire (cellules très aplaties).

a) *Épithélium bronchique*. — Les bronches intrapulmonaires véritables des Chéloniens et des Crocodiliens sont revêtues par un épithélium cylindrique cilié; il en est de même des gros bourrelets musclés à signification bronchique, qui limitent la cavité centrale des poumons acineux des Lézards et des Serpents et celle des grands compartiments dont se compose le poumon des Tortues. Laissant de côté le revêtement des bronches proprement dites, nous n'étudierons que l'épithélium cilié du bord libre des cloisons.

Chez le Lézard gris (*Lacerta muralis* Dum. et Bibr.), cet épithélium est cubique, bas et, très peu étendu, ne forme que de minimes et très rares îlots, même sur les travées musculaires les plus volumineuses. Comme nous l'avons déjà dit, cela explique sans doute pourquoi RENAULT a pu nier son existence. Cet épithélium cilié est, par contre, très net (Fig. 44) chez les autres Sauriens (*Anguis fragilis* Dum. et Bibr., *Lacerta viridis* Daud.), les Ophidiens (*Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr.) et les Tortues (*Testudo mauritanica* Dum. et Bibr., *Cistudo europæa* Dum. et Bibr.) que nous avons examinés et il est alors formé par des cellules cylindriques ou prismatiques hautes. Dans l'un et l'autre cas, c'est un épithélium simple. La coupe doit être bien perpendiculaire au plan d'implantation des cellules, sinon l'épithélium, intéressé obliquement, prend une apparence pluristratifiée qui ne répond pas à la réalité. Il peut y avoir, exceptionnellement, une deuxième couche de cellules basales comme chez *Hatteria punctata* Gray (124, p. 300). On rencontre, aussi, mêlées aux cellules ciliées, des cellules caliciformes (*Anguis fragilis* Dum. et Bibr. (124 p. 297), *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr.); mais, en général, ces dernières nous ont paru peu nombreuses et même souvent absentes.

Les cellules reposent sur le plan musculaire sous-jacent, dont elles sont séparées par une mince vitrée ou par une couche de tissu conjonctif qui peut atteindre une certaine épaisseur et former des capillaires non respiratoires.

Cet épithélium cilié peut se continuer, brusquement et sans transition aucune, avec l'épithélium plat qui recouvre les capillaires de l'hématose. C'est ce qui a lieu chez le Lézard gris et le Lézard vert. Chez ce dernier, on rencontre au sein même de

l'épithélium cilié des plages épithéliales isolées, du type respiratoire, recouvrant des capillaires. Lorsque de telles zones sont intéressées obliquement par la coupe, elles peuvent donner des aspects, inattendus et qui nous avaient tout d'abord intrigué, de capillaires intra-épithéliaux. Ailleurs, la transition est moins brusque; c'est ainsi que nous avons pu voir, chez la Couleuvre

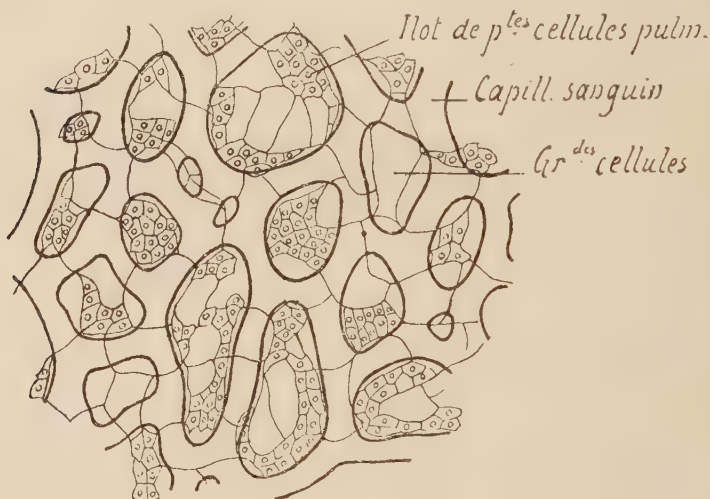


FIG. 42

Epithélium pulmonaire d'une jeune Couleuvre à collier, *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr. Gr = 280 environ. D'après ELENZ.

à collier, les cellules ciliées tapissant une travée musculaire diminuer peu à peu de hauteur, devenir cubiques, perdre leurs cils, s'aplatir peu à peu et se continuer insensiblement avec l'épithélium endothéliforme de la surface respiratoire. De telles cellules semblent constituer une forme de transition entre les cellules épithéliales ciliées de nature bronchique et les cellules pulmonaires proprement dites. Nous avons tenu à signaler ce fait déjà rencontré par E. SUCHARD dans la cavité trachéale des Tritons (170, p. 54).

b) *Epithélium respiratoire*. — Le bord libre des petites cloisons ainsi que les parois alvéolaires sont tapissés par un épithélium plat, endothéliforme, qui se moule exactement sur le réseau vasculaire dont les capillaires font plus ou moins saillie à l'intérieur des alvéoles,

ELENZ (36) a étudié cet épithélium par la méthode de la nitration chez la Couleuvre à collier (Fig. 42). Il a trouvé qu'il était formé par deux sortes de cellules ; les unes, petites, plates, nucléées, toujours groupées à l'intérieur des fossettes intercapillaires, les autres plus grandes, sans noyau, très aplaties, reliant entre eux les îlots de petites cellules. Il en est de même dans le sac aérien postérieur où l'épithélium plat, simple et irrégulier renferme encore des amas de petites cellules, séparés par des cellules plus grandes.

Nous avons rencontré, nous-même, la présence de ces deux formes de cellules dans le poumon de la Couleuvre à collier, non à la suite de nitration, mais en observant des fragments de paroi pulmonaire étalés et colorés simplement à l'hématéine-éosine. On aperçoit ainsi, à l'intérieur des mailles du réseau capillaire, des groupements de petites cellules polygonales (le plus souvent pentagonales), munies d'un noyau assez gros, arrondi ou ovale, et dont les limites intercellulaires, marquées par un double contour, sont très faciles à voir. Les îlots cellulaires ainsi formés ne remplissent pas tout le fond des alvéoles. Ils sont reliés les uns aux autres par des cellules plus grandes qui s'étalent sur les capillaires et sont plus difficiles à reconnaître par cette méthode, du fait qu'elles sont plus minces et anucléées. Nous avons donc trouvé, chez la Couleuvre à collier, tous les stades de transition entre l'épithélium cylindrique haut et cilié des bronches et les plaques anucléées de la surface respiratoire.

En ce qui concerne l'épithélium respiratoire, le poumon des Tortues se comporte essentiellement comme celui des Serpents, mais les inégalités de taille des deux variétés cellulaires sont moins accusées que chez ces derniers, de sorte que l'épithélium prend un aspect plus régulier. Chez les Tortues, les fossettes intercapillaires sont, en général, très petites; elles sont complètement remplies par les petites cellules. Il n'en est pas toujours ainsi chez les Serpents, où les îlots n'occupent presque jamais tout le fond des mailles du réseau capillaire et affectent, dans leur ensemble un aspect très irrégulier (ELENZ).

2° COUCHE FIBRO-MUSCULO-ÉLASTIQUE. — C'est cette deuxième couche qui, par ses duplicatures et plissements variables sui-

vant les cas, donne, au parenchyme pulmonaire des différents groupes, sa morphologie particulière. C'est elle qui en constitue la charpente et sert de support au réseau vasculaire. Les capillaires sont volumineux et forment des saillies très appréciables à la surface interne de la poche respiratoire. Examinés sur une cloison interalvéolaire coupée bien perpendiculairement, on les voit former, comme chez les Amphibiens, un double plan de capillaires adossés de part et d'autre de la cloison, contrairement à ce qui existe chez les Mammifères où le réseau vasculaire est unique et commun à deux alvéoles contigus.

C'est dans cette couche fibro-élastique, qui, chez certaines espèces (*Chamaelon* Laur., *Testudo græca* L., *Cistudo europæa* Dum. et Bibr.), renferme des chromatophores, que prennent place les formations musculaires et élastiques qui nous intéressent d'une façon plus directe et qui seront décrites en détail le moment venu.

3° COUCHE SUPERFICIELLE OU SÉREUSE. — Elle est constituée par un épithélium très aplati, endothéliforme, dont on ne voit que les noyaux volumineux, ovalaires et assez faiblement teintés en violet sur les étalements colorés à l'hématéine-éosine, mais dont on peut déceler les limites cellulaires par la nitratisation. Cet épithélium repose sur une vitrée au-dessous de laquelle il existe parfois un réseau élastique sous-séreux très important.

MOUVEMENTS RESPIRATOIRES. — Chez les Amphibiens, l'air est injecté dans les poumons grâce à la contraction des muscles pharyngiens. Chez les Reptiles, l'inspiration est due au jeu des muscles inspireurs qui dilatent la chambre thoracique et à l'extension du poumon, qui en est la conséquence. Le mécanisme inspireur des Amphibiens peut être comparé à celui d'une pompe foulante, celui des Reptiles à celui d'une pompe aspirante (MILNE EDWARDS).

C'est chez les Serpents que ce nouveau mode respiratoire se montre avec son maximum de simplicité. Ces animaux n'ont pas de sternum et les deux mouvements, inspiratoire et expiratoire, consistent dans l'écartement et le rapprochement alternatifs des côtes très mobiles. Pendant l'inspiration, les côtes, sous l'action des muscles scalènes, intercostaux externes et éléva-

teurs des côtes (109, p. 396), se portent obliquement en avant et en dehors, en formant un angle à peu près droit avec la colonne vertébrale et, dans ce mouvement, s'écartent sensiblement de celles du côté opposé. Le volume de la chambre thoraco-abdominale est donc augmenté, et le poumon, maintenu accolé à la paroi et aux organes voisins du fait du vide pleuro-péritonéal, se dilate passivement. La pression diminuant dans le poumon à mesure que sa capacité augmente, l'air intrapulmonaire ne peut plus faire équilibre à la pression atmosphérique et l'air extérieur est aspiré.

Le mouvement est inverse pendant l'expiration. Grâce à son élasticité propre, le poumon tend à revenir sur lui-même, mais le retrait ainsi obtenu n'est pas suffisant. Les parois costales, droite et gauche, se rapprochent l'une de l'autre du fait de la contraction simultanée de petits muscles reliant la face interne des côtes à la partie inférieure de la colonne vertébrale et des intercostaux profonds; de la pression ainsi exercée sur le sac pulmonaire résulte l'expulsion de l'air.

Deux faits sont particulièrement à remarquer chez les Serpents. En premier lieu, le jeu des parois costales est limité à la partie antérieure du sac pulmonaire qui, seul, est alvéolaire et apte à la respiration. A ce niveau, les côtes s'écartent et se rapprochent alternativement, tandis qu'elles restent à peu près immobiles dans toute la portion correspondant au sac à air postérieur, où elles n'entrent en jeu qu'accidentellement lorsque l'animal, irrité, se gonfle et fait entendre son sifflement. Au delà de l'extrémité postérieure de l'appareil respiratoire, elles sont complètement indifférentes aux divers mouvements de l'acte de la respiration. En second lieu, les mouvements alternatifs des côtes en avant, puis en arrière, sont exactement les mêmes que ceux qui permettent à l'animal de progresser en avant; les côtes des Serpents servent donc, à la fois, à la locomotion et à la respiration (21, p. 299).

On sait que, chez les Chéloniens, les poumons sont contenus dans une boîte osseuse formée de deux parois supérieure et inférieure, la carapace et le plastron, qui sont rigides et à peu près, sinon complètement, immobiles l'une par rapport à l'autre. La cavité viscérale ne peut donc s'agrandir du fait de leur

écartement, ce qui imprime à la dynamique respiratoire de ces animaux un caractère particulier.

On a cru longtemps que les Tortues respiraient par une sorte de déglutition semblable à celle qui existe chez les Amphibiens. Cette conception qui remonte à MORGAGNI (115) était encore admise, en partie, par MILNE EDWARDS et la plupart des naturalistes du milieu du siècle dernier. Les Tortues présentent bien des contractions des muscles pharyngiens analogues à des mouvements de déglutition, mais qui n'ont aucune conséquence respiratoire. En effet, si l'on coupe la trachée, comme l'a fait PANIZZA, on constate en plaçant des barbulles de plume en avant du segment postérieur que l'air est alternativement aspiré et expiré. PAUL BERT a montré, de même, que la respiration continue sur l'animal baillonné et dont on a ouvert la trachée (21, p. 291). Le mode respiratoire des Chéloniens est donc tout à fait différent de celui des Amphibiens et, quelles que soient ses particularités, il répond encore au type de la pompe aspirante qui est général chez les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères. Chez les Tortues, les agents moteurs de la respiration sont de deux ordres : les uns (diaphragme, transverse et oblique de l'abdomen) agissent directement. Ce sont les muscles respiratoires proprement dits. Les autres (muscles moteurs des ceintures pelvienne et surtout scapulaire) n'interviennent que secondairement et à titre en quelque sorte auxiliaire. Ce rôle accessoire des mouvements de la tête et des membres avait été déjà vu ou admis par TAUVRY (177, p. 36), HARO (52, p. 48), MILNE EDWARDS (109 p. 389), DUGES (20)... Le mode d'action de ces deux groupes de muscles, qui n'est d'ailleurs pas le même chez les Tortues terrestres et les Tortues d'eau douce, a été décrit par CHARBONNEL-SALLE (17). Voir encore GARROD (40).

Les Sauriens et les Crocodiliens, qui ont un sternum et des côtes, présentent des mouvements des parois thoraciques analogues à ceux des Mammifères. Les côtes ne se terminent pas par une extrémité libre; elles se continuent avec d'autres arcs qui vont s'appuyer sur un ou plusieurs os situés sur la ligne médiane inférieure et constituant le sternum. Il n'y a pas de diaphragme, mais la charpente thoracique, suffisamment solide pour résister à la pression extérieure, peut se dilater et s'affais-

ser alternativement, déterminant ainsi l'inspiration et l'expiration (109, p. 397-398).

II. Dispositifs musculaire et élastique du poumon des Reptiles

HISTORIQUE. — TISSU MUSCULAIRE. — LEYDIG (87) a signalé dès 1853 la présence de fibres musculaires lisses dans le poumon de la Couleuvre à collier. Il a montré que les cloisons interalvéolaires étaient principalement constituées par des faisceaux musculaires dans le poumon du Python, du Léopard, de la Tortue (1) et que, même dans les diverticules à parois très minces du sac pulmonaire du Caméléon, on trouvait un réseau de fibres musculaires lisses (88, p. 375).

EBERTH (33) a reconnu, lui aussi, l'existence de muscles dans le poumon des Reptiles : Python, Couleuvre à collier, Caméléon, Tortue.

Pour PISO-BORME (132), le tissu musculaire forme la majeure partie du parenchyme pulmonaire de la Couleuvre, du Boa constrictor, du Gecko, du Caméléon et des Tortues marines et terrestres. Cet auteur fait remarquer que les fibres musculaires s'ordonnent en travées qui entourent les orifices des alvéoles, descendent dans leur paroi et, finalement, vont se perdre à la surface extérieure du poumon, où l'on n'en trouve plus que de loin en loin. Il signale, enfin, que chez l'*Emys lutaria*, il n'est pas rare de rencontrer des cellules musculaires bifides avec un double noyau.

Reprenant l'étude de cette question, F.-E. SCHULZE (159) montre que les fibres musculaires lisses sont parfois si abondantes dans le poumon des Reptiles qu'elles peuvent constituer presque toute la charpente des cavités respiratoires. Il les trouve disposées en un réseau, surtout développé au niveau du bord libre des cloisons, d'où partent des faisceaux secondaires plus grêles qui se terminent en se résolvant en quelques cellules isolées, dans le fond des alvéoles.

(1) Nous tenons à rappeler que nous donnons ces termes peu précis : Léopard, Tortue, Python, tels que nous les trouvons dans la littérature, notamment dans A. OPPEL (124) dont la bibliographie est certainement la plus complète et la mieux faite.

JULLIEN (63), enfin, a été frappé de l'abondance de ces formations contractiles chez un Saurien fissilingue, le *Psammodromus* F'tz. Il leur attribue une action évidente dans la dynamique respiratoire, particulièrement dans l'expiration.

TISSU ÉLASTIQUE. — Le tissu élastique a été incontestablement moins étudié. PISO-BORME avait cependant, et fort justement, remarqué que le nombre des fibres élastiques semblait être, dans le poumon des Sauriens et des Ophidiens, en raison inverse de celui des fibres musculaires.

De même, F.-E. SCHULZE avait indiqué quelques années après que le tissu propre des cloisons interalvéolaires du poumon des Reptiles était constitué par du tissu conjonctif parcouru par un réseau de fines fibres élastiques.

ETUDE DE CES FORMATIONS DANS LES DIFFÉRENTS ORDRES DE REPTILES

SAURIENS

Les tissus musculaire et élastique se présentent avec des caractères à peu près identiques dans tous les poumons de Sauriens que nous avons eus à examiner. Nous passerons donc rapidement sur la plupart d'entre eux. Nous nous arrêterons, par contre, plus longuement sur l'organe respiratoire des Lézards, dont les formations contractiles et élastiques nous serviront de type de description.

Platydactyle des murailles, *Platydactylus facetanus* Adr. Strauch.

Ainsi que nous l'avons vu, PISO-BORME a observé des fibres musculaires lisses dans le poumon des Geckos. Nous avons étudié, à notre tour, l'appareil respiratoire du *Platydactylus facetanus* Adr. Strauch. sur un exemplaire capturé sous des pierres, à Reghaia (Algérie), par le docteur R. DIEUZEIDE. Cet appareil étant, en ce qui concerne son organisation générale ainsi que la structure de ses différentes parties, en tout semblable à celui des Lézards, nous passerons de suite à l'examen de son appareil musculo-élastique.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Elles forment un premier réseau

de grosses travées musculaires dans le bord libre des cloisons principales, donc tout autour de la chambre centrale commune. De ce réseau, dont chaque maille encercle l'orifice d'un diverticule principal, partent des faisceaux moins importants qui bordent les cloisons de deuxième ordre (cloisons interalvéolaires) et qui émettent à leur tour des divisions plus grêles cheminant à l'intérieur des cloisons et se terminant, dans le fond des alvéoles sous forme de fines travées isolées ou bifurquées en Y. Le plus souvent cependant, ces dernières se perdent avant d'atteindre la paroi générale du sac pulmonaire et, dans la plupart des fonds des alvéoles périphériques, on n'en trouve plus trace.

Comme partout ailleurs, les cellules musculaires sont toutes solidaires les unes des autres et étroitement maintenues par les gaines pellucides, dans lesquelles courent de fines fibres élastiques.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Elles suivent la même ordonnance générale que les faisceaux musculaires et sont, à peu de chose près, identiques à celles des Lézards, auxquelles nous renverrons pour éviter des redites. Nous pouvons dire cependant, d'ores et déjà, que ce réseau élastique, tout en ayant même disposition et même étendue, est bien moins important que celui des travées musculaires, contrairement à ce que nous avons constaté chez la plupart des Amphibiens.

Orvet fragile, *Anguis fragilis* Dum. et Bibr.

On trouve dans A. OPPEL deux bonnes figures représentant : l'une une vue d'ensemble de la partie antérieure des poumons de l'Orvet, au point d'arrivée des bronches (Fig. 43) ; l'autre, une cloison principale fortement grossie avec, au niveau de son bord libre, le bourrelet musculaire revêtu de son épithélium bronchique (Fig. 44) (124, p. 296-297). En plus de l'architecture générale de ces organes, A. OPPEL en décrit encore, d'une façon sommaire mais exacte, les réseaux musculaires et élastiques.

Nous avons repris nous-même cette étude et fait à peu près les mêmes constatations. Voici le résultat de nos recherches :

Le poumon de l'Orvet est du type acineux et analogue à celui

que nous avons trouvé chez les Sauriens et les Serpents. Les travées musculaires sont énormes. Dans la moitié inférieure de

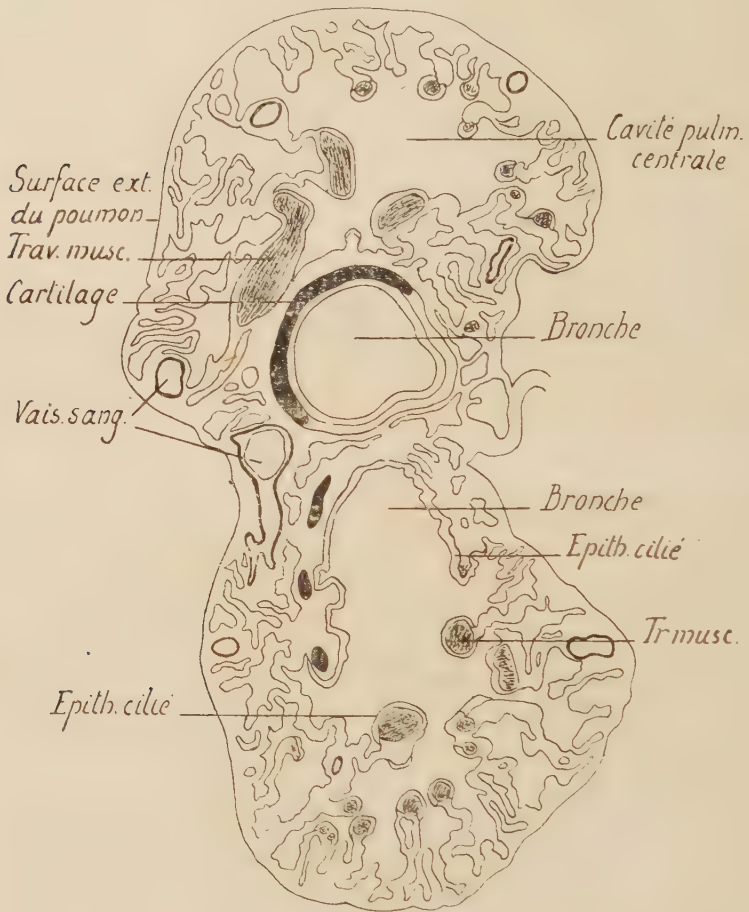


FIG. 43

Poumon d'*Anguis fragilis* Dum. et Bibr. — Coupe transversale dans la partie antérieure, au niveau des deux bronches. Le cartilage est marqué en noir. Les fibres musculaires sont indiquées par des hachures (coupe longitudinale ou oblique) ou des points (coupe transversale). Gr. = 25,2. D'après A. OPPEL.

l'organe, les cloisons sont épaisses et habituellement très courtes ; dans ce cas, le bourrelet musculaire, faiblement saillant, repose le plus souvent sur une grosse veine qui s'appuie elle-même, plus ou moins directement, sur la paroi générale du

sac pulmonaire. Dans les points, où le muscle est surmonté d'un épithélium cilié, il en est, en général, séparé par une couche de tissu conjonctif plus ou moins épaisse et renfermant

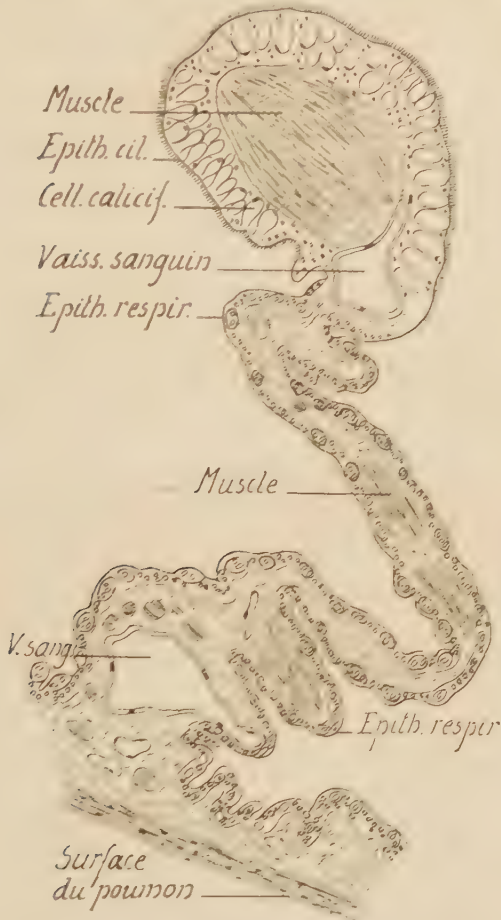


FIG. 44

Poumon d'*Anguis fragilis* Dum. et Bibr. — Coupe transversale au niveau d'une cloison et de son bourrelet musculaire. Gr. = 180. d'après OPPEL.

ou non des capillaires. Partout ailleurs, cette couche conjonctive est beaucoup plus mince.

On ne voit qu'une artère, qui descend longitudinalement sur la face interne du poulmon, dans un dédoublement de sa paroi, au voisinage du méso qui le relie au tractus digestif. Les vei-

nes sont grosses et volumineuses. Les petits vaisseaux, artérioles et veinules, cheminent dans la paroi générale superficielle et dans les cloisons.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Les cloisons principales sont bordées par des bourrelets musculaires très volumineux, formant un réseau contractile extrêmement puissant autour de la chambre respiratoire centrale. Sur une coupe transversale, ces bourrelets se présentent sous des incidences diverses. Lorsqu'ils sont intéressés sur une certaine longueur, on peut trouver, suivant les points, dans un même bourrelet, des faisceaux de fibres coupés dans des sens différents, ici transversalement, ailleurs longitudinalement ou obliquement. Les cellules musculaires qui les composent, sont assez volumineuses et se montrent avec leurs caractères habituels ; les manchons pellucides qui les engainent sont particulièrement visibles. Ces grosses travées donnent naissance à des faisceaux de deuxième ordre qui ourlent le bord libre des cloisons secondaires et qui s'irradient dans les cloisons alvéolaires jusqu'au niveau de la paroi générale du sac pulmonaire.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Peu développées, si on les compare aux énormes faisceaux musculaires qu'elles accompagnent, les fibres élastiques sont surtout abondantes au niveau du bord libre des cloisons. Autour des gros bourrelets musculaires on trouve des réseaux denses et relativement épais ; et dans l'intérieur même de ces bourrelets, on voit pénétrer de fines fibres élastiques, plus ou moins onduleuses suivant l'état de contraction du muscle. Ces fibres élastiques, en s'insinuant entre les fibres musculaires, forment un délicat réseau à mailles allongées dans le sens même des travées. A ces dispositifs propres aux bourrelets des cloisons se rattachent des réseaux, qui prennent place dans les parois alvéolaires et qui se poursuivent jusqu'à la surface extérieure du poumon.

Lézards, genre *Lacerta* Lin.

Fr. LEYDIG (89) a étudié le réseau contractile du poumon du Lézard gris (*Lacerta agilis* Latr. et Sonn. ; *L. muralis* Dum. et Bibr.) et montré qu'au point d'arrivée de la bronche les îlots

cartilagineux sont bientôt remplacés par les cellules musculaires des travées.

C. VOGT et YUNG (187) décrivent au voisinage de la bronche, à l'entrée du petit diverticule qui prolonge en avant le sommet de chaque sac pulmonaire, un épais bourrelet musculaire en forme d'anneau, jouant probablement le rôle d'un sphincter.

A. OPPEL se contente de citer les auteurs précédents.

E. SUCHARD (172), faisant des recherches sur les vaisseaux lymphatiques du poumon des Lézards, *Lacerta viridis* Daud., *L. muralis* Dum. et Bibr., *L. stirpium* Daud., mentionne l'importance de la charpente musculaire de l'appareil respiratoire et confirme les résultats de LEYDIG et de VOGT et YUNG.

A notre tour, nous avons examiné les formations musculo-élastiques chez *Lacerta viridis* Daud. et *Lacerta muralis* Dum. et Bibr., sur des étalements et sur des coupes en série.

Lézard vert, *Lacerta viridis* Daud.

Les Lézards nous ont servi plus particulièrement de type de description, lorsque nous avons envisagé la morphologie générale de l'organe respiratoire des Sauriens; il en sera de même pour l'étude de l'appareil musculo-élastique du poumon de ces animaux.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Ici comme toujours, de volumineux bourrelets musculaires (Fig. 45) courent le long du bord libre des plus grosses cloisons et forment un treillis, à mailles assez régulières et allongées dans le sens transversal, autour de la grande chambre centrale qui se trouve ainsi limitée par une sorte de grillage contractile extrêmement puissant. Les bords libres des alvéoles sont aussi bordés de travées musculaires moins épaisses, qui se raccordent à ce réseau central et émettent à leur tour des faisceaux plus fins dans les cloisons. Ces derniers, progressivement amincis, arrivent à la surface du poumon où ils renforcent le fond des alvéoles de fascicules très fins, isolés, s'entrecroisant en X ou bifurqués en Y, entre lesquels on trouve encore des cellules isolées ou disposés en petits amas,

Les cellules musculaires des bourrelets sont volumineuses. Comme toujours, elles sont unies et séparées par les lames collagènes des cloisons pellucides qui sont particulièrement épaisses et bien visibles, surtout lorsque la travée a été intéressée

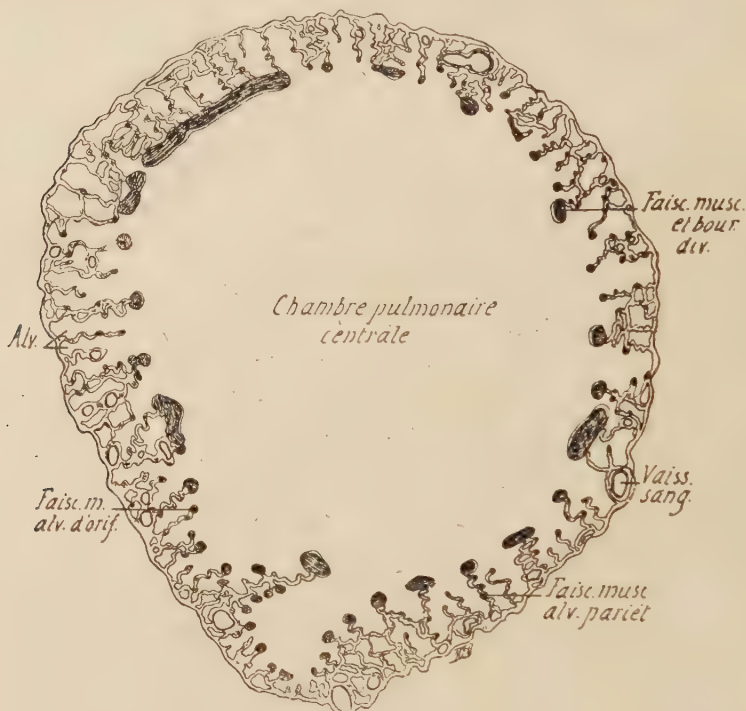


FIG. 45

Poumon de *Lacerta viridis* Daud. — Coupe transversale au niveau du tiers antérieur de l'organe. Formations musculaires. Formol. Hémateine-éosine. Gr.=14.

transversalement par la coupe. Ces lames se continuent avec le tissu conjonctif périfasciculaire et, par son intermédiaire, avec celui qui forme la charpente de la cloison elle-même.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Le réseau élastique (Fig. 46, Pl. II, A) est important, mais, eu égard à l'abondance du tissu musculaire, il est beaucoup moins développé que celui des Anoures. Sa répartition est calquée sur celle du tissu musculaire, car, encore une fois, il y a solidarité étroite, anatomique et fonctionnelle, entre ces deux formations,

Autour des gros bourrelets musculaires, il existe un réseau élastique périfasciculaire de fibres assez volumineuses et, pour la plupart, circulaires, bien visibles sur des étalements du poumon. Ce réseau envoie, dans l'épaisseur des bourrelets, des fibres plus ou moins onduleuses suivant le degré de contraction

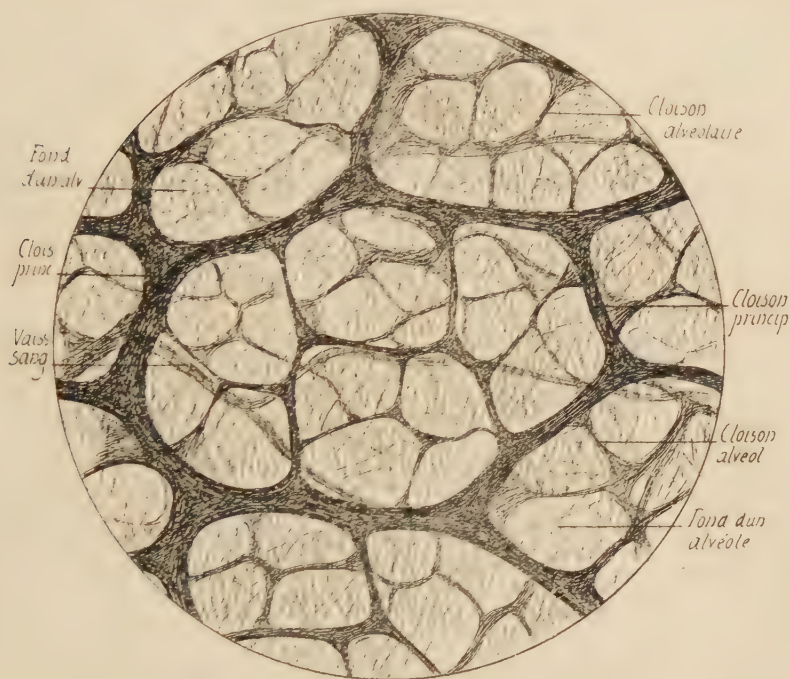


FIG. 46

Poumon de *Lacerta viridis* Daud. — Étalement d'un fragment de paroi.
Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 34.

du muscle. Ces fibres intrafasciculaires forment, dans les cloisons pellucides, un réseau à mailles allongées dans le sens même des cellules.

De tout cet ensemble, qui forme un premier réseau à larges mailles autour de la cavité centrale, partent des paquets de fibres qui viennent se disposer, suivant un plan analogue, autour des bourrelets moins volumineux des cloisons alvéolaires. Ces réseaux secondaires péri-alvéolaires émettent enfin des faisceaux de plus en plus ténus de fibrilles élastiques, qui se pour-

suivent dans les cloisons interalvéolaires et dans le fond des alvéoles où ils se résolvent, en dernière analyse, en fibres isolées se bifurquant et s'entrecroisant en tous sens.

Il existe, enfin, raccordé avec ces formations, un réseau élastique sous-séreux. Ce réseau peut être homologué au réseau sous-pleural des Mammifères; il est constitué par des fibres de grosseur moyenne extrêmement nombreuses, formant un réseau à direction majeure longitudinale, qui enveloppe le poumon tout entier à la manière d'un filet.

Lézard gris, *Lacerta muralis* Dum. et Bibr.

Les formations musculaires (Fig. 47 - Pl. II, B) et élastiques du poumon du Lézard gris sont identiques à celles que nous venons de décrire chez le Lézard vert. Les bourrelets musculaires des cloisons principales nous ont paru, toutefois, beaucoup moins volumineux.

En définitive, le poumon des Lézards et des Sauriens en général répond, comme celui des Anoures, au type acineux; et à cette uniformité morphologique correspond une analogie dans la disposition des appareils musculo-élastiques. C'est pourquoi nous retrouvons encore ici l'organisation suivante :

- 1° Un réseau musculo-élastique central, *péridiverticulaire*;
- 2° Un réseau musculo-élastique périphérique *alvéolaire* avec des dispositifs *orificiels* et des dispositifs *pariétaux*;
- 3° Un réseau élastique *sous-séreux*.

Un fait cependant est à retenir, qui différencie le poumon des Amphibiens de celui des Sauriens. C'est la prédominance très nette, chez ces derniers, du tissu musculaire sur le tissu élastique.

Hatteria ponctué, *Hatteria punctata* Gray.

Pour OSAWA (127), le poumon de cet intéressant reptile a la forme d'un sac creux, de la paroi duquel se détachent des cloisons plissées et souvent ramifiées, qui se dirigent vers une grande chambre commune. A. OPPEL (124) reproduit deux figures d'OSAWA (Fig. 48), l'une à un faible, l'autre à un fort grossissement qui montrent que les bords libres de ces cloisons sont occupés par un épais bourrelet musculaire analogue à ceux

que nous avons décrits jusqu'ici. Il ajoute que les cloisons et la paroi du sac sont constituées par des fibres musculaires lisses et du tissu conjonctif renfermant des vaisseaux et des nerfs.

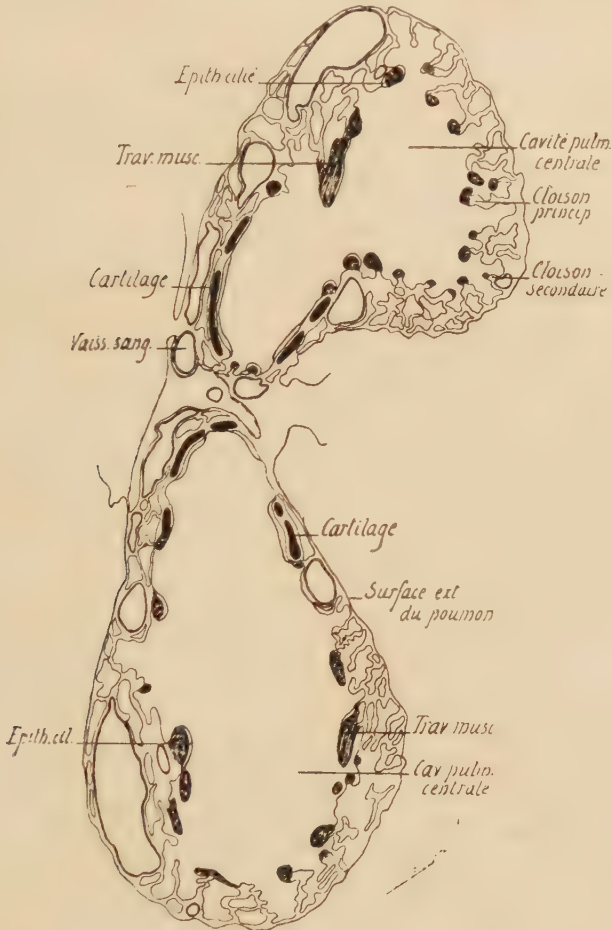


FIG. 47

Poumons de *Lacerta muralis* Dam. et B'br. — Coupe transversale dans la région antérieure au niveau des deux bronches. Le cartilage est en noir. Les fibres musculaires sont indiquées par des hachures ou des points. Formol. Hématéine-éosine. Gr.=27,4.

Caméléon, genre *Chamæleon* Laur.

Ainsi que nous l'avons déjà dit, les formations musculaires du poumon des Caméléons ont été observées par LEYDIG, qui a

vu qu'elles formaient des réseaux jusque dans les appendices vésiculeux qui prolongent l'organe en arrière. Ces dispositifs ont encore été signalés par EBERTH et par PISO-BORME.



FIG. 48

Poumon de *Hatteria punctata* Gray. — A., faible grossissement. B., moyen grossissement. D'après OSAWA (dans A. OPPEL).

Pour le tissu élastique, SCHULZE a fait remarquer que, comme chez les autres Reptiles, il se disposait en un réseau délicat, plongé dans le tissu conjonctif constituant la charpente du poumon.

OPHIDIENS

Les réseaux musculaires et élastiques du poumon des Ophiidiens semblent avoir été peu étudiés. A. OPPEL, qui a relaté minutieusement tous les travaux parus sur l'organe respiratoire des Reptiles, passe en revue un certain nombre de Serpents : *Python* Daud., *Boa constrictor* L., *Zamenis viridiflavus* Dum. et Bibr., etc., mais ne dit rien de leur appareil musculo-élastique.

Il rappelle seulement les observations de LEYDIG (87) qui a trouvé que, chez la Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr.), les parois alvéolaires sont formées principale-

ment de fibres musculaires lisses plongées dans une atmosphère de tissu conjonctif renforcé de fines fibres élastiques.

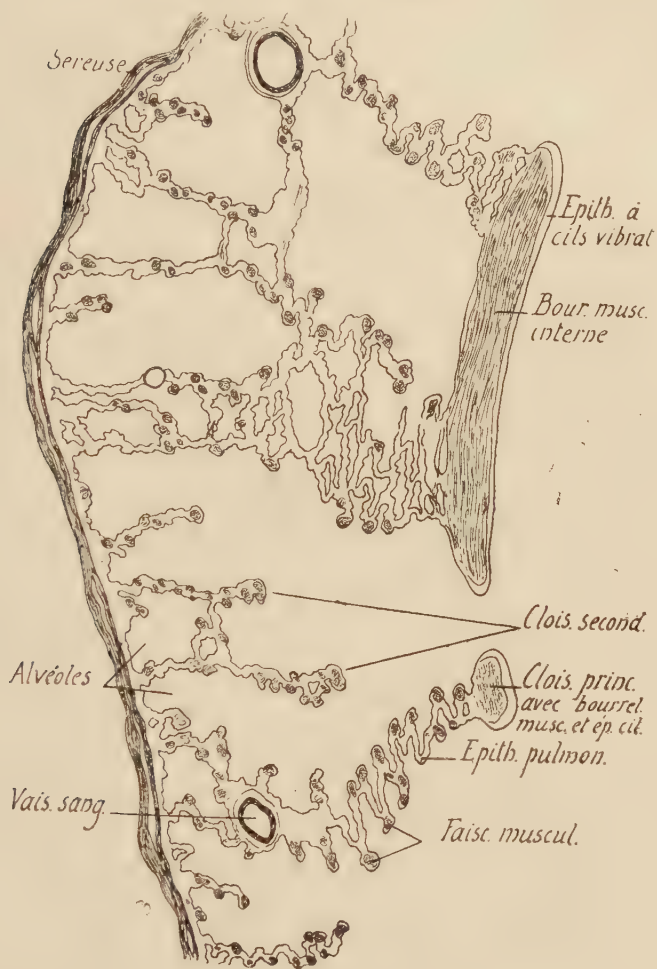


FIG. 49

Poumon de *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr. — Coupe transversale. Formations musculaires. Formol. Hématéine-picro-ponceau. Gr.=56,4.

Nous avons repris pour notre compte l'étude de ces formations chez la Couleuvre à collier et la Vipère aspic.

Couleuvre à collier, *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr.

Ayant déjà donné quelques indications sur l'organisation générale du poumon de cet animal, nous passerons de suite à l'examen des tissus musculaire et élastique. Bien que la portion antérieure ou respiratoire soit la seule qui nous intéresse, nous dirons cependant un mot du sac aérien postérieur, qui joue un rôle très important dans l'acte de la respiration.

a) *Portion respiratoire.* — DISPOSITIF MUSCULAIRE. — L'ordonnance générale est toujours la même (Fig. 49). Les gros bourrelets musculaires envoient des faisceaux secondaires qui courent dans les cloisons de second ordre, ourlent le pourtour des alvéoles et, en s'épuisant progressivement, finissent par atteindre la surface du sac pulmonaire, où l'on ne trouve plus, dans le fond des alvéoles, que de très minces fascicules ou de petits amas de cellules musculaires.

Les fibres musculaires, assez volumineuses, ont à peu près les mêmes dimensions que celles que nous avons observées chez le Lézard vert. Elles sont toujours noyées dans le réseau des manchons pellucides très apparents et, sur des coupes minces et exactement transversales, on peut voir nettement la section de leurs myofibrilles.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Ce qui frappe à première vue, c'est l'importance du réseau élastique (Fig. 50 - Pl. III, A) qui est beaucoup plus développé que chez la plupart des Sauriens précédemment étudiés. Comme chez le Lézard vert, il existe, autour des gros bourrelets musculaires des bords libres des cloisons principales, un réseau élastique périfasciculaire des plus denses. Partant de ce réseau périfasciculaire, se détachent des fibres intrafasciculaires qui forment un réseau à mailles allongées dans le sens des cellules musculaires. De cet ensemble constituant le système diverticulaire, partent des faisceaux plus grêles qui cheminent dans les cloisons en suivant le trajet des fibres musculaires et vont ourler le bord libre des cloisons secondaires. Ces faisceaux de deuxième ordre émettent à leur tour des fibres isolées qui se divisent, s'anastomosent et s'entrecroisent en tous sens dans le fond des alvéoles, en formant un feutrage extrêmement dense et compliqué.

Enfin, on trouve encore un réseau sous-séreux très important qui se raccorde au précédent, mais tout en gardant cependant une certaine individualité. Il est composé de fibres qui s'entremêlent dans toutes les directions et auxquelles il nous a été impossible d'attribuer une orientation majeure bien définie.

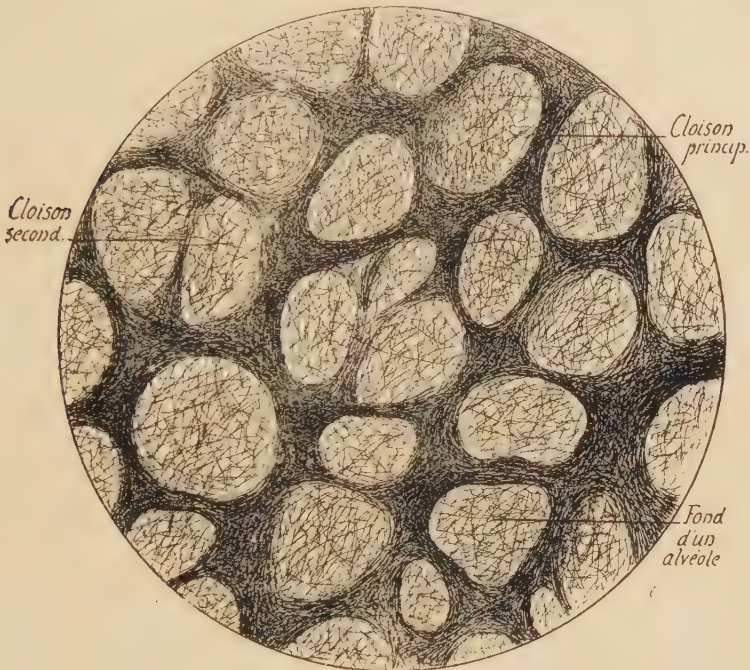


FIG. 50

Poumon de *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr. — Étalement d'un fragment de paroi pulmonaire. Formations élastiques. Formol. Fuch sine ferrique. Gr.=31,3.

b) *Sac aérien postérieur*. — Dans cette région, la paroi est renforcée par des faisceaux musculaires, assez minces et en très grand nombre, dont les plus nombreux sont circulaires.

On y observe, de plus, des formations élastiques qui comprennent : un premier réseau formé de faisceaux grêles et très nombreux à directions principales oblique et transversale, et un deuxième dont les fibres sont isolées et disposées en un feutrage très serré. Ce dernier réseau nous a paru être le plus su-

perficiel, autant qu'il nous a été possible d'en juger du fait de l'extrême minceur de la paroi.

Vipère aspic, *Vipera aspis* Dum et Bibr.

L'appareil respiratoire de la Vipère commune ou Vipère aspic est construit sur le même type que celui de la Couleuvre à collier. La trachée, cependant, aborde le poumon d'une façon tout à fait différente. Elle se prolonge assez loin le long de la paroi pulmonaire dont elle fait ainsi en quelque sorte partie et où elle présente l'aspect d'un tube muni d'arceaux cartilagineux, longitudinalement ouvert et étalé. Les bords de la gouttière ainsi formée font saillie à l'intérieur de la cavité respiratoire; à la partie antérieure du poumon, ils se rapprochent à se toucher de manière à constituer un tube simplement fendu sur toute sa longueur, disposition qui a été décrite par DUVERNOY chez la Vipère bondissante (*Echidna arietans* Meerem) et par SCHLEGEL chez le *Xenodon severus*. La paroi pulmonaire est couverte intérieurement de replis, de plus en plus minces à mesure que l'on s'éloigne de la partie antérieure du poumon, qui dessinent des mailles polygonales et irrégulières, d'autant plus étroites et allongées dans le sens transversal que l'on se rapproche de l'extrémité de la gouttière bronchique. Cette dernière, en effet, descend jusqu'au voisinage du sac aérifère; elle s'étend donc sur toute la longueur de la portion respiratoire du poumon. Les fossettes, résultant de ce premier système de replis, sont elles-mêmes divisées par des cloisons de deuxième ordre en cavités plus petites et très irrégulières, les alvéoles. Replis et cloisons intervalvéolaires diminuent progressivement de hauteur en se rapprochant du sac aérien au niveau duquel il n'y a plus ni saillies, ni alvéoles.

Les formations musculaires et élastiques, examinées au niveau des deux régions respiratoire et aérifère du poumon, affectent une ordonnance à peu de chose près identique à celle que nous venons de décrire chez la Couleuvre à collier; il suffit donc de se reporter à ce que nous venons d'en dire pour avoir une idée suffisante du dispositif musculo-élastique de l'appareil respiratoire de la Vipère.

CHÉLONIENS

Pour bien se rendre compte de la disposition des formations musculaires et élastiques de l'organe respiratoire des Tortues, il faut se rappeler que chez ces animaux, le poumon (lobulaire simple) est composé d'une série de compartiments contigus, limités par des cloisons séparatrices communes, disposées de part et d'autre d'une bronche intrapulmonaire et dont chacun répond à un poumon uniacéneux semblable à celui des Lézards. Nous prendrons pour type de description le poumon de la Tortue mauresque qu'avec celui de la Cistude d'Europe nous avons plus particulièrement étudié. Nous ne suivrons donc pas l'ordre habituel de la classification de ces reptiles et commencerons par les Tortues terrestres et palustres.

Tortue mauresque, Testudo mauritanica Dum et Bibr.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — On trouve dans la paroi de la bronche perforée sur toute sa longueur, qui descend le long du bord interne du poumon, une épaisse couche de fibres musculaires disposées circulairement entre les pièces cartilagineuses et le chorion de la muqueuse bronchique. Ces cellules se montrent avec leur forme et leurs caractères habituels ; leurs noyaux sont particulièrement allongés.

Si, maintenant, on examine un des grands compartiments qui débouchent de chaque côté dans la bronche, on voit que les cloisons principales, qui les décomposent et dont le bord libre, tapissé par un épithélium cilié, limite la chambre centrale, sont ourlées intérieurement par un volumineux bourrelet musculaire. Ces bourrelets (Pl. III, B), qui sur des coupes sont intéressés suivant des incidences diverses, représentent le réseau diverticulaire que nous avons décrit chez les Amphibiens, les Sauriens et les Ophidiens. Il s'en détache des faisceaux moins importants, mais encore assez épais, qui cheminent à l'intérieur des cloisons et vont border le pourtour des orifices alvéolaires, de forme et de dimensions très inégales chez les Tortues. Ces faisceaux de deuxième ordre diminuent de plus en plus d'épaisseur à mesure qu'ils s'éloignent de la chambre centrale commune et, finalement, aboutissent dans les cloisons intervalvéolaires et viennent s'épanouir dans le fond des al-

véoles (Pl. IV, A). Les faisceaux musculaires les plus voisins de la bronche se raccordent plus ou moins directement au tissu musculaire de cette dernière. Dans le fond des alvéoles, enfin, ainsi que dans les plus fines cloisons, on trouve, entre les faisceaux proprement dits, des cellules musculaires isolées ou en trainées lâches et très étalées.

Ici comme partout, les cellules musculaires sont solidarisées par les cloisons ou manchons pellucides servant de support à un réseau élastique très puissant. Ainsi que nous l'avons déjà dit pour les cellules musculaires de la bronche, leurs noyaux sont très caractéristiques et très longs.

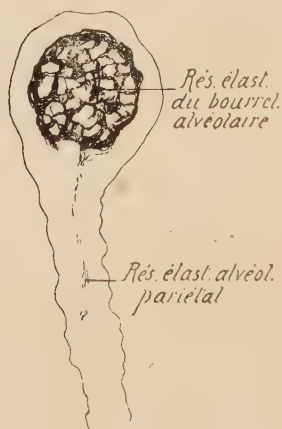


FIG. 51

Poumon de *Testudo mauritica* Dum. et Bibr. — Coupe transversale au niveau d'un bourrelet alvéolaire. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 192.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Les fibres élastiques présentent la même répartition générale que le tissu musculaire et forment de même, un premier système dans l'épaisseur de la paroi bronchique, où elles se disposent en un réseau serré de grosses fibres, surtout abondantes dans la couche musculaire, entre le cartilage et la muqueuse.

On observe au niveau du bord libre des cloisons principales, des gaines élastiques très épaisses entourant les gros bourrelets musculaires. Les fibres qui les composent sont anastomosées et entrecroisées en tous sens et il nous a été impossible de leur reconnaître une direction majeure. Certaines s'infléchissent et pénètrent à l'intérieur du bourrelet où elles s'ordonnent en un réseau à mailles irrégulières, allongées dans le sens des cellules musculaires. Ce réseau intramusculaire est très riche et constitué par des fibres épaisses, qui apparaissent plus ou moins onduleuses sur les coupes longitudinales ou en forme de points sur les coupes transversales, et par de véritables lames élastiques. Ces lames se voient nettement sur les travées coupées perpendiculairement à leur axe.

Ce système diverticulaire émet des faisceaux de deuxième ordre qui suivent les cloisons, rejoignent les réseaux moins développés, mais volumineux encore, qui engainent et parcourent les bourrelets musculaires de moindre importance (Fig. 51) et atteignent les cloisons alvéolaires. Arrivés dans ces dernières, ils s'étalent en s'entrecroisant en tous sens dans le fond des alvéoles, ou bien ils se terminent en se divisant en Y ou en s'épanouissant en éventail. Ils forment ainsi un réseau dans les mailles duquel prennent place des fibres isolées, détachées de ces faisceaux eux-mêmes. Faisceaux et fibres se continuent finalement d'acinus en acinus, ainsi qu'avec l'armature élastique de la bronche (Pl. IV, B).

Il existe, enfin, sous la séreuse un réseau extrêmement épais de grosses fibres élastiques entrecroisées en tous sens, mais plus particulièrement dans deux ou trois directions principales, au niveau duquel on trouve un grand nombre de chromatophores.

En définitive, les formations musculaires et élastiques, toutes deux très développées, ont repris chez les Tortues comme chez les Couleuvres, une importance à peu près égale, contrairement à ce que nous avons vu chez les Sauriens. Elles peuvent être ramenées à :

1° *Un système bronchique*, musculo-élastique.

2° *Des systèmes acineux*, musculo-élastiques, comprenant chacun :

A) *Un réseau diverticulaire* ;

B) *Des réseaux alvéolaires*, avec des *dispositifs officiels* et des *dispositifs pariétaux*.

3° *Un réseau sous-séreux*, élastique, très épais.

Cistude d'Europe, *Cistudo europæa* Dum. et Bibr.

Le poumon de la Cistude d'Europe, encore appelée parfois Tortue boueuse, tout en ayant la même organisation générale, est plus simple que celui de la Tortue mauresque; ses alvéoles sont moins nombreux et moins serrés, son appareil musculo-élastique est moins développé.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Elles affectent la même disposition que dans le type précédent. On observe un système muscu-

laire bronchique, dont les cellules, orientées circulairement, forment une couche continue assez mince entre les travées cartilagineuses et l'épithélium à cils vibratiles. De même, dans chaque chambre acineuse, le bord libre des cloisons principales est ourlé de gros bourrelets musculaires d'où partent des faisceaux destinés aux alvéoles et aux cloisons séparant les acini contigus (Fig. 52, Pl. V). Ces derniers faisceaux se poursuivent

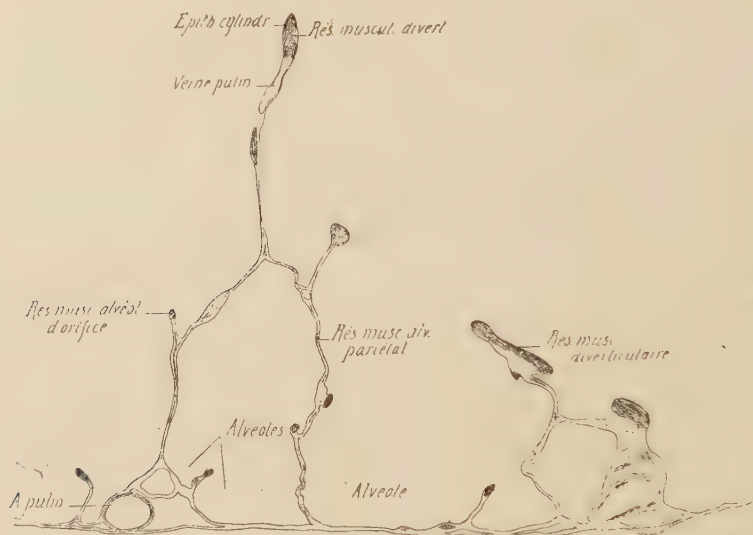


FIG. 52

Poumon de *Cistudo europæa* Dum. et Bibr. — Coupe transversale, 16 μ .
Formations musculaires. Formol. Hémateine-éosine. Gr. = 4,4.

dans le fond des alvéoles où ils s'épuisent en se divisant et en s'entrecroisant en tous sens et en essaimant, à l'intérieur des mailles ainsi formées, des cellules musculaires isolées.

Dans chaque cloison séparatrice commune à deux acini, les plexus musculaires de ces acini se raccordent entre eux ainsi qu'avec l'appareil musculaire de la bronche.

Les rapports entre les cellules musculaires et les tissus conjonctif et élastique sont toujours les mêmes et nous y avons suffisamment insisté ailleurs pour n'avoir pas à y revenir.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Au niveau de la paroi bronchique, il existe un réseau élastique bien développé occupant principalement la couche musculaire.

Dans les parois des chambres acineuses (Fig. 53), on trouve un réseau important annexé aux gros bourrelets musculaires des cloisons et comprenant un réseau périfasciculaire et un réseau intrafasciculaire. En relation avec les alvéoles, on

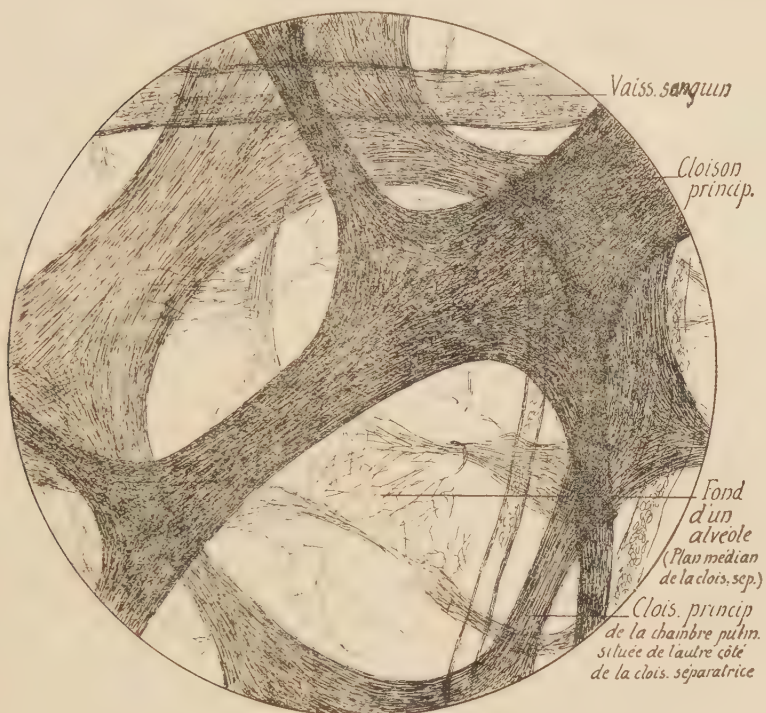


FIG. 53

Poumon de *Cistudo europæa* Dum. et Bibr. — Étalement d'un fragment de cloison séparant deux compartiments acineux. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 36,2.

observe un appareil élastique, en continuité d'ailleurs avec le précédent, comprenant des fibres d'orifice au niveau des bourrelets alvéolaires et des réseaux pariétaux dans les cloisons interalvéolaires et le fond des alvéoles.

Enfin, formant un sac complet tout autour du poumon, règne un réseau sous-séreux bien développé, quoique beaucoup moins important que celui de la Tortue mauresque.

Chélonée franche, *Chelone viridis* Schn.

Le fragment de poumon de *Chelone viridis*, qui nous a été adressé du Laboratoire de la Station biologique d'Arcachon, ayant été prélevé à la périphérie de l'organe, il nous a été impossible d'étudier l'appareil bronchique. Par contre, nous avons pu bien observer la répartition des tissus musculaire (Fig. 54) et élastique dans la paroi des chambres acineuses.



FIG. 54

Poumon de *Chelone viridis* Schn. — Coupe transversale. 16 μ .
Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 9,6.

La disposition de ces tissus est exactement la même que chez les espèces précédentes. Elle se résume, pour chaque sac acineux, en un premier réseau interne ou diverticulaire, musculo-élastique, d'où partent des réseaux alvéolaires. Enfin, superficiellement et entourant complètement le poumon, on note la présence d'un réseau élastique sous-séreux qui, tout au moins dans la région que nous avons examinée, nous a paru bien moins développé que celui de *Testudo mauritanica*.

Caouane, *Thalassochelys caretta* L.

D'après MILANI (107), l'architecture générale du poumon de *Thalassochelys caretta* L. serait une des plus compliquées que l'on ait observée chez les Reptiles. A. OPPEL (124) en donne trois bonnes figures. La première représente la division d'une grosse bronche vue à un faible grossissement. La deuxième, que nous reproduisons (Fig. 55), montre une chambre qu'il

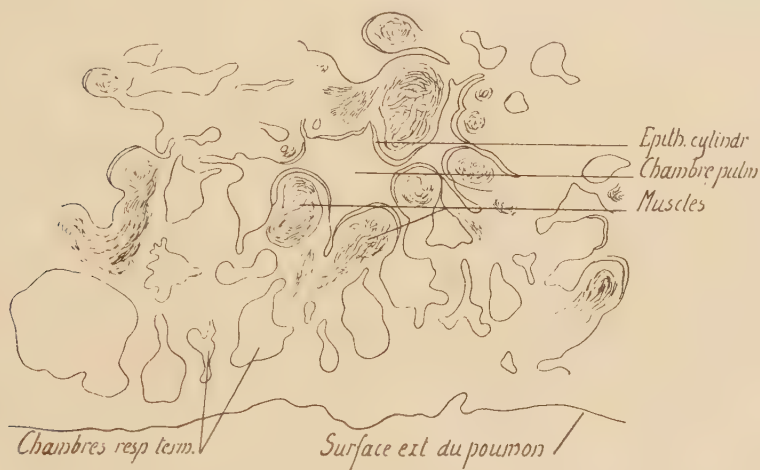


FIG. 55

Poumon de *Thalassochelys caretta* L. — Gr. = 25,2. D'après A. OPPEL.

appelle « chambre conduisant l'air » et qui correspond au compartiment acineux que nous avons décrit chez les types précédents. Cette chambre, dont les bords libres des replis renferment de volumineux faisceaux musculaires et sont tapissés par un épithélium cylindrique haut, est décomposée en cavités respiratoires que l'on trouve jusque sous la surface même du poumon. La troisième reproduit une cloison septale fortement grossie avec son épais bourrelet musculaire.

Enfin, le tissu élastique, très important lui aussi, forme des plexus autour des grosses travées musculaires d'où il se répand dans tout le parenchyme pulmonaire.

La disposition est donc semblable à celle que nous avons trouvée chez les autres Reptiles et OPPEL termine en disant

qu'il n'y a aucune différence entre le poulmon si compliqué, en apparence, du *Thalassochelys caretta* L. et celui plus simple de l'*Anguis fragilis* Dum. et Bibr. ou même de la *Rana esculenta* L.

CROCODILIENS

Nous n'avons pu avoir de poulmon d'aucune espèce de ces Reptiles ; nous nous bornerons donc à rapporter les observations que nous avons trouvées à ce sujet dans la littérature.

A. OPPEL relate que, chez les Crocodiliens, les poulmons sont constitués d'après RATHKE (140, p. 162) par du tissu élastique, des pièces cartilagineuses et une muqueuse. Le tissu élastique forme, en quelque sorte, la charpente de l'organe et se compose de faisceaux qui courent en tous sens sous la séreuse et dans l'épaisseur des cloisons. Ces faisceaux, qui se bifurquent et s'entrecroisent en dessinant des mailles irrégulières, se groupent, au niveau du bord libre des cloisons septales, pour former des bourrelets plus ou moins épais, de telle sorte que l'entrée de chaque diverticule et de chaque alvéole est entourée d'un véritable anneau de fibres élastiques.

A. OPPEL ne dit rien des formations musculaires. Mais, étant données les observations ci-dessus rapportées, qui montrent, d'une part la constance du plan d'organisation de l'appareil élastique dans toute la classe des Reptiles et, d'autre part, les relations étroites qui existent toujours entre le tissu élastique et le tissu musculaire, il est permis de penser que les Crocodiles ne font pas exception à la loi commune et qu'ils possèdent, eux aussi, un appareil musculo-élastique conforme au type général constaté jusqu'ici.

III. Morphologie générale et Histophysiologie des formations musculaires et élastiques du poulmon des Reptiles

MORPHOLOGIE GENERALE. — On a pu voir que chez les Reptiles, de même et plus encore que chez les Amphibiens, les formations musculaires et élastiques se disposent suivant un plan d'organisation remarquablement fixe,

Nous trouvons, en effet, chez les Sauriens et les Ophidiens, dont le poumon est uniacineux :

1° *Un réseau musculo-élastique péridiverticulaire ;*

2° *Un réseau musculo-élastique alvéolaire, comprenant des dispositifs orificiels et des dispositifs pariétaux ;*

3° *Un réseau élastique sous-séreux.*

Chez les Chéloniens et les Crocodiliens, qui ont un poumon pluriacineux ou lobulaire simple, le même dispositif général se retrouve avec, cependant, des variations de détail tenant : 1) à la complexité même des cavités respiratoires ; 2) à la disposition de ces cavités par rapport aux voies aérophores.

D'une façon générale, les formations musculaires sont beaucoup plus développées chez les Reptiles que chez les Amphibiens. Le tissu élastique, relativement délicat et peu abondant chez les Sauriens, reprend tout son développement chez les Serpents et les Tortues. Nous aurons à tenir compte de ces faits quand nous envisagerons le rôle probable de ces appareils dans les actes mécaniques de la respiration.

HISTOPHYSIOLOGIE. — Vu la différence des modalités présentées par la dynamique respiratoire des Reptiles, il y a avantage à envisager chaque groupe séparément.

SAURIENS. — Chez ces animaux, les côtes (côtes vertébrales) ne se terminent pas par une extrémité libre, mais elles se continuent avec d'autres arcs (côtes sternales) qui vont s'appuyer à leur tour sur un ou plusieurs os, situés ventralement et constituant le sternum ; en deuxième lieu, les côtes vertébrales, dirigées obliquement en bas et en arrière font avec les arcs sternaux, inclinés en sens contraire, un angle à sommet dirigé en arrière.

Dans ces conditions, les muscles scalènes et intercostaux externes, tirant pendant l'inspiration les côtes en avant, ouvrent cet angle, ce qui a pour résultat d'augmenter le diamètre vertical ou sterno-vertébral de la chambre viscérale. Le poumon, solidarisé avec la paroi du fait du vide pleuro-péritonéal, se dilate et l'abaissement de la pression à son intérieur entraîne la pénétration d'une certaine quantité d'air. L'inspiration est donc un acte musculaire actif.

Lorsque les muscles inspireurs cessent d'agir, le thorax, grâce à son élasticité propre, grâce aussi à l'élasticité du parenchyme pulmonaire, tend à revenir à sa position d'équilibre, ce qui entraîne l'augmentation de la pression intrapulmonaire et, par suite, l'expulsion d'une certaine quantité d'air. L'expiration paraît donc, dans les circonstances habituelles, un phénomène mécanique purement passif.

Ces faits posés, le rôle du dispositif élastique du poumon dans l'acte de la respiration est facile à définir. Il permet au poumon de se distendre pendant l'inspiration et surtout il favorise le retour de l'organe sur lui-même pendant l'expiration, dont il est l'agent essentiel. Il sert, de plus, de support aux fibres musculaires lisses qui prennent appui sur lui au même titre que sur le tissu conjonctif ambiant. Il contribue, enfin, à maintenir les différentes parties du poumon dans leur forme et leurs rapports réciproques pendant les divers temps de la respiration.

Il est plus difficile de pénétrer l'action physiologique des formations musculaires particulièrement développées chez les Lézards.

On peut, tout d'abord, se demander si le dispositif élastique, relativement peu important chez ces animaux, est capable d'entraîner à lui seul un retrait suffisant du sac pulmonaire pendant l'expiration. Il ne nous paraît pas impossible, comme le pense aussi JULLIEN (63), que le jeu du tissu élastique soit renforcé et complété, pendant l'expiration, par l'action de la musculature intrinsèque du poumon lui-même et plus spécialement par la contraction du réseau diverticulaire, toujours très puissant. Seule, l'analyse physiologique est susceptible de préciser cette action et de faire la part du rôle possible des muscles de la paroi.

De plus, comme chez les Amphibiens et chez tous les Reptiles, la contraction du réseau musculaire diverticulaire tend à refouler l'air de la chambre centrale commune dans les diverticules périphériques. Le dispositif musculaire est encore capable, en se contractant ou se relâchant, de diminuer ou d'augmenter le diamètre des orifices diverticulaires et joue ainsi un rôle important dans la régulation de la ventilation

pulmonaire. Enfin, par leur action combinée, les différents réseaux diverticulaire et alvéolaires contribuent probablement à maintenir une certaine pression à peu près constante intervenant favorablement dans le comportement des échanges gazeux.

Enfin, il y a lieu d'envisager le rôle du puissant anneau musculaire sphinctérien, décrit par VOGT et YUNG (187) à l'entrée du poumon. Il intervient certainement dans la régulation du courant aérien. Il est même légitime de penser que, dans certaines conditions, il peut effacer la voie aérophore au point d'interrompre toute communication entre l'air extérieur et la cavité pulmonaire. Et l'on est ainsi conduit à émettre l'hypothèse de l'existence, en cas de besoin, d'un brassage de l'air emprisonné dans la cavité centrale commune, grâce aux oscillations rythmiques du tonus de l'appareil musculaire intrapulmonaire.

OPHIDIENS. — Chez les Serpents, le poumon se dilate et s'affaisse du fait de l'écartement et du rapprochement des parois costales qui sont très musclées et très mobiles. Nous avons vu aussi que, chez ces animaux, l'appareil musculo-élastique intrinsèque du poumon est toujours très développé.

L'inspiration résulte, comme chez les Sauriens, de l'augmentation des différents diamètres de la cavité viscérale, réalisée par la mise en action des muscles inspireurs du thorax. L'expiration est le fait du retrait du poumon, dès la cessation de la contraction de ces muscles, par suite de l'élasticité pulmonaire et par suite du retrait élastique de la cage thoracique elle-même. De plus, tout au moins dans les expirations forcées, intervient probablement encore la musculature intrinsèque du poumon et plus spécialement du réseau diverticulaire.

Le dispositif élastique du poumon a donc plusieurs rôles. D'une part, il permet l'inspiration profonde par laquelle les serpents irrités gonflent leur corps pour se dresser; d'autre part, il est le principal agent de l'expiration; enfin, il contribue pour une large part à maintenir les différentes parties du poumon dans leur forme et leurs rapports réciproques pendant les déformations successives qu'elles subissent au cours des différents actes de la respiration.

On sait de plus que, chez les Serpents, l'expiration peut être très profonde, à tel point que, dans certaines conditions (sous l'action de gaz nocifs par exemple), les extrémités des côtes d'un côté peuvent venir chevaucher sur celles du côté opposé. Dans ce cas, on comprend qu'un tel retrait pulmonaire ne pourrait être réalisé si les muscles expirateurs du thorax ne venaient renforcer le jeu de l'élasticité propre du poumon lui-même. Ce sont, de plus, ces expirations brusques et saccadées qui déterminent le sifflement si caractéristique de ces animaux.

L'importance du rôle du tissu musculaire se déduit de son haut degré de développement; ici comme ailleurs, la disposition des réseaux contractiles semble indiquer une action de renforcement du tissu élastique, au cours des fortes expirations tout au moins, et un rôle de régulation dans la circulation de l'air de la cavité bronchique commune vers les diverticules respiratoires. Le dispositif musculaire peut encore avoir un rôle de brassage de l'air inspiré grâce à ses variations rythmiques du tonus. Enfin, il paraît légitime de penser que le tissu musculaire est susceptible de maintenir, en se contractant opportunément, la constance d'une pression optima indispensable au meilleur rendement des échanges entre l'air et le sang.

On a vu qu'une des particularités les plus remarquables de l'appareil respiratoire des Ophidiens consiste dans la présence d'un long sac aérifère prolongeant en arrière et fort loin le poumon proprement dit. La paroi de ce sac, extrêmement mince, est renforcée par de très nombreux faisceaux de fibres musculaires lisses à direction oblique et surtout circulaire et par un puissant réseau élastique. Ce dernier permet la dilatation et le retrait, dans des proportions souvent considérables, de ce sac qui peut renfermer une très grande quantité d'air. Cet air peut, suivant les besoins, être chassé vers la portion antérieure respiratoire, à la fois par le jeu de cet appareil musculo-élastique et par la contraction des parois abdominales. Cette réserve d'air doit très probablement être utilisée au cours de la déglutition. On sait, en effet, que les Serpents avalent sans les mâcher des proies souvent très volumineuses qui, pendant l'acte de la déglutition très long chez ces animaux, peuvent comprimer la trachée ou la faire dévier au point de gêner et

peut-être même d'intercepter complètement l'arrivée de l'air dans le poumon. De plus, grâce à cette provision d'air, les Serpents peuvent rester immergés un temps fort long. Enfin, ce sac aérifère, tendu et rendu rigide par la pression de l'air qu'il renferme, doit fournir aux côtes et aux muscles de la paroi un point d'appui très efficace à l'occasion de certains efforts.

CHÉLONIENS. — Quel que soit le mode respiratoire que l'on admette chez les Chéloniens, sorte de déglutition avec les anciens auteurs [MILNE EDWARDS (109)], aspiration par suite de la contraction d'un muscle inspirateur tendu entre la carapace et le plastron [PANIZZA, P. BERT, G. COLIN (21)], mouvements du cou et des pattes [TAUVRY (177), HARO (52), DUGÈS (30)], le poumon, tout à fait passif, se laisse distendre pendant l'inspiration par déformation de son puissant dispositif élastique.

Pendant l'expiration, le poumon revient sur lui-même, grâce à son élasticité propre à laquelle se joint la contraction des muscles abdominaux ainsi que l'action d'une expansion fibreuse renfermant des fibres musculaires rayonnantes, située sous le plastron.

Quant aux muscles intrinsèques du poumon, leur action, autant que la simple analyse morphologique permet d'en juger, est la même que dans les ordres précédents.

CROCODYLIENS. — L'absence d'observations personnelles et de renseignements bibliographiques sur les muscles du poumon des Crocodiliens ne nous permet pas d'envisager leur rôle, même hypothétiquement.

CHAPITRE IV

POUMON DES MAMMIFÈRES ; DISPOSITION GÉNÉRALE ; TOPOGRAPHIE DU LOBULE PULMONAIRE ; STRUCTURE DES BRONCHIOLES, DES CANAUX ALVÉOLAIRES ET DES ALVÉOLES ; MOUVEMENTS RESPIRATOIRES. — DISPOSITIFS MUSCULAIRE ET ÉLASTIQUE : HISTORIQUE ; ÉTUDE ET DESCRIPTION DE CES DIFFÉRENTES FORMATIONS CHEZ QUELQUES ESPÈCES. — MORPHOLOGIE COMPARATIVE DE CES DEUX TISSUS ET HISTOPHYSIOLOGIE.

I. Poumons des Mammifères.

DISPOSITION GÉNÉRALE. — Malgré leur complication très grande, les poumons des Mammifères présentent une grande fixité, quant à leur topographie et à leur structure. En effet, on peut toujours les ramener, en dernière analyse, à un système de canaux, à parois épaisses et sans cesse béants (*voies aérophores*), qui viennent se terminer dans de petites cavités organisées en vue des échanges gazeux (*conduits alvéolaires* et *alvéoles*). Les poumons sont toujours pairs et leurs dimensions sont variables suivant les espèces; d'une manière générale, le poumon droit est plus volumineux que le poumon gauche. Se moulant exactement sur les parois de la cavité thoracique, sauf au niveau de leur face interne ou médiastinale, ils présentent dans leur ensemble la forme d'un cône, dont le sommet arrondi et convexe est dirigé vers le cou, et dont la base, large et légèrement concave, s'applique

très étroitement sur le diaphragme. Grâce au double feuillet pleural qui l'entoure, chaque poumon est libre dans la cavité thoracique, sauf au niveau du hile où pénètrent la bronche souche et les vaisseaux sanguins. Chaque bronche souche, issue de la bifurcation de la trachée, aborde le poumon correspondant au niveau de la face interne de celui-ci et à faible distance de son sommet. Elle traverse ensuite le poumon tout entier, du hile jusqu'au voisinage de la base. De ce conduit principal partent des *bronches collatérales primaires* (AEBY) (2), en nombre variable, suivant les espèces et, chez un même individu, suivant le poumon considéré. Ces bronches donnent à leur tour, par ramifications collatérales d'abord (*bronches de distribution* de Renault), dichotomiquement ensuite (*bronches interlobulaires*), des conduits de plus en plus étroits qui pénètrent enfin (*bronches sus-lobulaires*) dans de petites masses polyédriques ou pyramidales : les *lobules pulmonaires* (Fig. 5). Cette disposition, peu marqué chez l'Homme adulte, est nette chez l'embryon humain et se retrouve chez la plupart des Mammifères (AEBY).

Chaque poumon est entouré par le feuillet viscéral de la plèvre, qui passe directement d'un lobule périphérique à l'autre, sans s'insinuer entre les espaces interlobulaires. Ce feuillet s'enfonce, cependant, plus ou moins profondément en forme de repli, entre les divers groupes de lobules dépendant d'une même bronche collatérale primaire. Ces replis pleuraux ou scissures divisent ainsi chaque poumon en portions secondaires ou lobes. Les différences les plus notables que l'on peut constater d'une espèce à l'autre, dans la topographie de l'appareil pulmonaire, tiennent au nombre des lobes ainsi formés. Chez certains Mammifères (Cheval, Eléphant, Rhinocéros, Hippopotame, Lamentin, Dugong), chacun des deux poumons ne comprend qu'un seul lobe; chez d'autres (Ecureuil, Rat...), les poumons sont unilobés à gauche, plurilobés à droite (109). Chez le plus grand nombre, ils sont multilobés des deux côtés; ainsi, chez l'Homme, le poumon gauche a deux lobes tandis que le droit en possède trois. Le nombre de ces lobes est donc très variable; il est toujours plus grand du côté droit.

Quoi qu'il en soit, ces différences sont plus apparentes que

réelles et, ainsi que nous l'avons déjà dit, le poumon d'un Mammifère quelconque pourra toujours être ramené, en dernière analyse, à une arborisation bronchique dont les rameaux, de plus en plus fins, se perdent à un moment donné à l'intérieur des lobules pulmonaires. C'est donc une agglomération de lobules et il suffira d'étudier la topographie et la structure d'un seul d'entre eux pour connaître la structure du poumon tout entier, voies aérophores non comprises. Le poumon des Mammifères ayant été surtout étudié chez l'Homme, nous prendrons pour type de notre description le lobule pulmonaire humain dont la disposition topographique intérieure a été définitivement établie, par les travaux de LAGUESSE et d'HARDIVILLER (80-82).

A) LOBULE PULMONAIRE DE L'HOMME. — *Topographie.* — Il y a avantage à étudier les lobules immédiatement situés sous la plèvre pour avoir une idée de leur organisation. Ces derniers ont une forme assez régulière, pyramidale avec une base sous-pleurale, un sommet par où pénètre la bronche sus-lobulaire et des faces en rapport avec celles des lobules contigus. Par contre, dans la masse même de l'organe, les lobules sont très irrégulièrement polyédriques et déformés par pression réciproque. Ils sont entourés, à leur périphérie, par une enveloppe conjonctive qui permet d'en reconnaître les limites. Leur individualité est surtout marquée chez le Bœuf, le Veau (PIERRET et RENAUT) (131), et le Sanglier, où ils sont séparés les uns des autres par des sacs lymphatiques cloisonnés. De l'enveloppe conjonctive périphérique partent, vers l'intérieur des lobules, des cloisons de refend toujours incomplètes; au niveau du pédicule, le tissu conjonctif se réfléchit pour accompagner la bronche et l'artère pulmonaire, formant ainsi l'axe broncho-artériel du lobule.

Après sa pénétration dans le lobule, la bronche sus-lobulaire devient la bronche ou mieux la *bronchiole intralobulaire* (Fig. 6). La bronchiole intralobulaire descend dans le lobule en donnant, dans la première partie de son trajet, trois ou quatre collatérales qui se ramifient dichotomiquement plusieurs fois de suite. Vers le tiers moyen, elle se bifurque en

deux branches, qui se divisent ensuite suivant une fausse dichotomie, la dichotomie ne devenant réellement nette que vers les dernières ramifications.

Les ramifications ultimes ont été nommées *bronchioles terminales* (CHARCOT) (18). Chacune d'elles pédiculise un certain nombre de canaux ramifiés à parois bosselées, qui se groupent en une sorte de bouquet ou de panache (83) : ce sont les *canaux alvéolaires* et les petites bosselures, qui gaufrent leur paroi, sont les *alvéoles pulmonaires* (Fig. 7; Pl. XVII, B). En raison de l'analogie de ce plan d'organisation avec celui des glandes en général, l'ensemble des canaux alvéolaires, pédiculisés par une même bronchiole terminale, a reçu le nom d'*acinus pulmonaire* (RINDFLEISCH) (144). Pour cette raison, la bronchiole terminale a encore été appelée *bronchiole acineuse* (GRANCHER) (45).

B) PARENCHYME PULMONAIRE. — Chaque canal alvéolaire est lui-même ramifié, ce qui augmente encore l'étendu de la surface respiratoire. Il comprend une lumière dans laquelle s'ouvrent les alvéoles pulmonaires. Ces canaux sont très tassés les uns contre les autres.

L'alvéole pulmonaire est un petit sac, globuleux, arrondi, présentant un orifice, des parois et un fond (Pl. XVIII, A). Les alvéoles sont contigus dans un même canal alvéolaire et adossés à ceux des canaux alvéolaires voisins; il en résulte que les parois et les fonds des alvéoles sont des cloisons interalvéolaires communes à deux alvéoles adjacents, qu'ils appartiennent au même canal alvéolaire ou à deux canaux voisins.

On admettait autrefois (RAINEY (138) chez le Kangaroo; WILLIAMS (192), BOURGERY (13) chez l'Homme; HUNTER (59), MECKEL, MAYER (101) chez les Cétacés), que les alvéoles communiquaient largement entre eux de canal à canal alvéolaire. Abandonnée par MILNE EDWARDS (109) et la plupart des micrographes de son temps, cette conception a été reprise par la suite et HANSEMAN (50) a prouvé l'existence, chez le Chien, d'orifices très petits faisant communiquer deux alvéoles voisins. RENAUT admet la présence de pores dans le stroma des cloisons interalvéolaires, mais il estime qu'à l'état normal, ils sont comblés par l'épithélium pulmonaire. Plus récemment,

MARCHAND (98) a démontré qu'il pouvait y avoir de véritables perforations, et que cette disposition était même généralisée chez certains Mammifères de petite taille (Hérisson, Chauve-souris, Taupe), où presque toutes les fossettes intercapillaires des parois alvéolaires présentent de pareilles lacunes, ce qui rappelle dans une certaine mesure l'organisation du poumon des Oiseaux. Chez l'Homme, l'existence de ces pores interalvéolaires est indiscutable, mais ils sont moins nombreux et moins importants que certaines descriptions tendraient à le faire croire (LAGUESSE E. et MARCHAND R.) (84). On peut donc dire que, dans la plupart des espèces, les alvéoles, primitivement indépendants chez le jeune, communiquent le plus souvent entre eux chez l'adulte normal (A. POLICARD) (134). Ces communications augmentent avec l'âge; elles présentent leur maximum de netteté dans l'emphysème pulmonaire.

C) VAISSEAUX ET NERFS DU LOBULE. — *Artères.* — Après avoir pénétré avec la bronche dans le lobule au niveau de son pédicule, la branche de l'artère pulmonaire se ramifie comme la bronchiole intralobulaire qu'elle accompagne jusqu'à ses plus ultimes divisions. Elle fournit, au cours de ce trajet, des branches collatérales, nutritives, qui se distribuent au tissu conjonctif périlobulaire ainsi qu'à la paroi des bronchioles, et des branches terminales, fonctionnelles, destinées aux cavités respiratoires; ces dernières se résolvent finalement en un réseau de capillaires fin et serré à mailles ovales ou arrondies, qui s'étale sur toute la surface des alvéoles, immédiatement au-dessous de l'épithélium.

Veines. — Les veines pulmonaires, considérées seulement au point de vue de leur origine à l'intérieur du lobule, proviennent des réseaux capillaires péri-alvéolaires. Les radicules veineuses nées à la périphérie des alvéoles du côté opposé à l'artériole, se dirigent vers la surface du lobule. Arrivées dans le tissu conjonctif périlobulaire, elles s'anastomosent entre elles pour former des branches de plus en plus volumineuses qui vont s'accoler aux bronches sus-lobulaires.

Lymphatiques. — L'existence de lymphatiques dans la paroi des canaux alvéolaires et des alvéoles, admise par quelques

auteurs, n'est pas encore parfaitement démontrée (P. POIRIER et A. CHARPY) (133).

Nerfs. — Les nerfs du poumon proviennent des plexus pulmonaires antérieurs et postérieurs, nés eux-mêmes de branches du sympathique et du pneumogastrique; leurs terminaisons sont encore mal connues.

STRUCTURE. — Les dispositifs musculaire et élastique des cloisons alvéolaires étant, morphologiquement du moins, des émanations des dispositifs similaires de la bronchiole sus-jacente, il est nécessaire de connaître, au moins sommairement, la structure de cette dernière.

A) BRONCHIOLE INTRALOBULAIRE (Pl. X, B). — Sa paroi se compose de deux tuniques : une *muqueuse* et une *adventice*.

La muqueuse est plissée, ce qui donne à la lumière de la bronche, en coupe transversale, une forme étoilée. L'épithélium, constitué par deux assises de cellules, est cylindrique cilié avec, par places, quelques cellules caliciformes; le chorion, formé de tissu conjonctif lâche, renferme de nombreuses fibres élastiques. Dans la zone la plus externe du chorion, des faisceaux de fibres musculaires lisses se disposent en une couche annulaire continue et parfois très épaisse : c'est le *muscle de Reissessen*. C'est l'épanouissement de ce muscle autour des canaux alvéolaires, qui donne naissance au plexus musculaire formant l'objet principal de notre étude.

L'adventice est formée par du tissu conjonctivo-élastique.

Bronchiole terminale (Pl. IX, A). — Au moment de s'ouvrir dans les canaux alvéolaires, la bronchiole, qui porte alors le nom de bronchiole terminale, ne possède plus qu'une seule tunique : la muqueuse, réduite à un épithélium cubique simple, reposant sur une mince couche conjonctive, le chorion. La lumière n'est plus étoilée.

B) PAROIS ALVÉOLAIRES. — Les parois ou cloisons alvéolaires comprennent un stroma conjonctif axial, renfermant des formations conjonctives, élastiques, musculaires et vasculaires, tapissé sur chacune de ses faces par un épithélium très aplati, l'*épithélium respiratoire*.

La substance conjonctive du stroma est très fragile; transparente et homogène, elle contient des fibres conjonctives précollagènes, visibles surtout sur des préparations imprégnées par des sels d'argent (méthode de Bielchowsky ou autres). Ces fibres affectent une disposition plexiforme et contribuent à former, en s'entremêlant avec les fibres élastiques, la charpente des cloisons alvéolaires. Nous les décrirons lorsque nous étudierons les formations musculaires et élastiques avec lesquelles elles offrent des rapports très étroits. Quant à ces dernières, nous n'en dirons rien pour l'instant, devant y revenir longuement dans la suite.

Les capillaires sanguins proviennent des ramifications ultimes de l'artère pulmonaire. Ils forment, dans l'épaisseur des parois alvéolaires, un réseau extrêmement dense et serré. Ils sont très larges, de calibre irrégulier et leur paroi, non nitratable, n'est formée que d'une simple lame protoplasmique semée de noyaux de loin en loin. Cette disposition est en rapport avec l'adaptation particulière de ces vaisseaux aux échanges gazeux.

Méconnue par les anciens histologistes (ROSSIGNOL (149) TODD et BOWMANN (179), RAINEY (138), ZENKER, VILLEMIN), unanimement reconnue ensuite sous l'influence d'EBERTH et grâce à l'emploi de la nitratisation, l'existence d'un revêtement cellulaire sur les parois des alvéoles a été niée de nouveau chez le Hérisson par MARCHAND et OGAWA, chez la Taupe et la Chauve-souris par OGAWA (thèse de JAULMES 1924) (61). La notion de ces faits, ainsi que des recherches récentes basées sur la culture de fragments de poumon dans des milieux plasmatiques appropriés, ont donné un regain d'actualité à l'ancienne conception qui a été reprise sous une forme un peu différente. La question est de savoir si le revêtement des alvéoles est bien formé de cellules épithéliales tirant leur origine de l'ébauche pulmonaire primitive née elle-même de la face ventrale de l'intestin céphalique, ou bien s'il est constitué par des cellules d'origine mésenchymateuse, des histiocytes, disposés à la surface des alvéoles en couche plus ou moins continue, formant un endothélium vrai. Dans cette dernière conception, encore peu en faveur parmi les histologistes, on est conduit à con-

clure que les alvéoles pulmonaires sont des cavités creusées dans le mésenchyme. Ces idées ont été groupées et bien résumées par A. POLICARD (135), dans une revue critique d'ensemble.

Classiquement, on admet aujourd'hui que le revêtement des cavités respiratoires est constitué par un épithélium continu et extrêmement aplati, tapissant la surface des alvéoles et se moulant exactement sur les capillaires sanguins. Ces éléments se présentent, sur des sujets adultes, sous deux aspects différents :

1° les *petites cellules pulmonaires*, polyédriques, finement grenues, isolées ou réunies par groupes de deux, trois ou quatre; peu nombreuses, elles sont munies d'un noyau et occupent les fossettes intercapillaires;

2° les *grandes plaques protoplasmiques*, anucléées, lames de protoplasma homogène, extrêmement minces, à contours irréguliers, étalées au-dessus des capillaires. Ces grandes plaques proviennent des petites cellules pulmonaires et sont une forme d'adaptation fonctionnelle de ces cellules qui s'aplatissent au maximum, la cellule se perfectionnant « au détriment de sa vitalité » en vue de faciliter les échanges entre l'air et le sang.

Comme nous l'avons vu, ce dimorphisme cellulaire s'observe, quoique à un moindre degré, chez les Reptiles.

MOUVEMENTS RESPIRATOIRES. — Chez les Mammifères, grâce à la présence d'un diaphragme complet, la pompe aspirante constituée par la cage thoracique, dont nous avons vu un commencement de réalisation chez les Reptiles, atteint son plus haut degré de perfection. En effet, la cage thoracique, formée par la portion moyenne de la colonne vertébrale et le sternum réunis l'un à l'autre par les côtes, celles-ci variables d'ailleurs dans leur forme, leurs dimensions, leur direction suivant les espèces, est fermée à ses deux extrémités. Du côté antérieur (supérieur chez l'Homme), la cavité thoracique est complètement obturée par le passage de l'œsophage, de la trachée et des vaisseaux sanguins, auxquels s'ajoutent du tissu conjonctif, des muscles et des expansions aponévrotiques. Du côté postérieur (inférieur chez l'Homme), le dia-

phragme, inséré sur le pourtour de l'orifice postérieur du thorax, le ferme par une cloison transversale convexe en avant (en haut chez l'Homme), qui fait saillie à l'intérieur de la cavité thoracique. La chambre pulmonaire est donc close de toutes parts et les poumons, grâce à leur pression intérieure, sont exactement appliqués sur toute sa surface interne par l'intermédiaire des deux feuillets de la plèvre, accolés l'un à l'autre du fait du vide pleural.

Pendant l'inspiration, la cage thoracique augmente de volume, grâce à l'allongement de ses trois diamètres. Le diamètre longitudinal s'allonge par suite de la contraction du diaphragme dont le centre phrénique est attiré en arrière, un peu à la manière d'un piston dans un corps de pompe. En même temps, sous l'action des muscles inspirateurs (surcostaux, scalènes, petit dentelé postérieur et supérieur, cervical descendant), les côtes se portent en avant et en dehors, d'où accroissement des deux autres diamètres : sterno-vertébral et transversal.

Les poumons, maintenus en contact intime avec la paroi thoracique, suivent ce mouvement, ils s'amplifient, et de cette augmentation de volume résultent une diminution de la pression intrapulmonaire et la pénétration d'une certaine quantité d'air. Dans les grandes inspirations, d'autres muscles peuvent encore entrer en jeu : grand pectoral, petit pectoral, grand dentelé, grand dorsal, sterno-cléido-mastoïdien.

L'expiration se fait par un processus inverse. Les muscles inspirateurs cessant leur action, la cage thoracique revient sur elle-même grâce à sa propre élasticité, mais surtout à l'élasticité du poumon qui, n'étant plus sollicité par des forces musculaires extérieures, tend à revenir à sa position d'équilibre. La pression augmente donc à l'intérieur des cavités respiratoires et une quantité d'air, à peu près égale à celle qui était entrée, est expulsée au dehors. Ce n'est que dans l'expiration forcée que des actions musculaires extrapulmonaires viennent s'ajouter aux effets de l'élasticité propre du poumon. Peuvent devenir ainsi occasionnellement expirateurs les muscles qui abaissent les côtes ou refoulent le diaphragme par l'intermédiaire des viscères abdominaux : carré des lombes, triangu-

laire du sternum, petit dentelé postérieur et inférieur, muscles de la sangle abdominale.

Ces actions sont suffisantes pour assurer la circulation de l'air inspiré et de l'air expiré. Les muscles bronchiques et surtout les muscles plexiformes des canaux alvéolaires, dont l'action nous intéresse plus spécialement, semblent avoir un rôle différent, rôle essentiellement régulateur que nous aurons l'occasion d'envisager d'une façon plus précise dans la suite.

II. Dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire des Mammifères.

HISTORIQUE. — Il est pour ainsi dire impossible de grouper avec ordre les opinions multiples et souvent contradictoires, qui ont été successivement émises sur l'existence et la répartition du tissu musculaire lisse dans les parois des canaux alvéolaires. Nous nous bornerons donc à un exposé chronologique, en nous rapportant dans une large mesure (jusqu'à l'année 1905) à l'excellente étude d'ensemble de A. OPPEL (124). Nous ferons de même pour le tissu élastique.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — C'est MOLESCHOTT (111) qui, le premier, en 1845, signala que chez les Mammifères on trouvait des fibres musculaires lisses, non seulement dans les bronchioles, mais encore dans la paroi des vésicules pulmonaires, autrement dit des alvéoles (1).

Presque aussitôt, de nombreux auteurs, ROSSIGNOL (149), ADRIANI (1), CRAMER (23), se sont inscrits contre cette manière de voir. Pour ADRIANI, toute musculature cesserait au delà des bronches de 1 mm. 5.

(1) Au début de cet exposé, il nous paraît utile de rappeler les différentes appellations qui ont été tour à tour données à ce que nous entendons aujourd'hui par alvéoles pulmonaires : *vésicules pulmonaires*, *vésicules aériennes* (Malpighi) ; *cellules de Malpighi* (Frey) ; *cellules aériennes*, *vésicules pulmonaires* (Kölliker) ; *alvéoles du poumon* (Sappey, Rossignol) ; *utricules*, *vésicules glandulaires* etc. [Voir J. A. FORT (38)].

Fréquemment dans les anciens ouvrages, le terme d'*infundibula* sert à désigner les canaux ou conduits alvéolaires.

Trois ans plus tard, MOLESCHOTT (112), qui dans ses premières recherches n'avait décrit que des fibres musculaires, reconnaît qu'une grande partie de ce qu'il avait pris pour des éléments contractiles appartenait en réalité au tissu élastique. Mais il maintient l'existence, quoique en proportion plus faible, de fibres musculaires lisses dans la paroi des vésicules de Malpighi.

KÖSTLIN (74) ne les retrouve pas. GERLACH (43), cependant, en 1849, les signale à nouveau dans les vésicules pulmonaires du Mouton et d'un enfant de deux ans.

KÖLLIKER, après avoir tout d'abord confirmé les observations de MOLESCHOTT, en ce qui concerne la présence des fibres musculaires dans la paroi des alvéoles (*Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich*, Bd. I, p. 21), abandonne ultérieurement cette manière de voir dans le premier volume de la *Revue de Zoologie scientifique* et dans son *Manuel d'Histoire*.

MILNE EDWARDS (109), s'en rapportant vraisemblablement aux conclusions de MOLESCHOTT, pense que les fibres musculaires ne doivent pas faire complètement défaut dans la partie terminale de l'arbre aérien.

Pour LEYDIG (88, p. 375), et pour RADCLYFFE HALL, le parenchyme pulmonaire des Mammifères, pas plus que celui de l'Homme, ne paraît renfermer des éléments contractiles.

WILLIAMS (192) nie également la présence de fibres musculaires lisses dans les parois alvéolaires du poumon des Mammifères. Pour lui, les noyaux allongés, que certains auteurs ont regardé comme des noyaux de cellules musculaires, appartiendraient à la paroi des capillaires sanguins.

DONDERS (26), REICHERT, contestent à leur tour l'existence d'éléments musculaires dans les parois alvéolaires.

En 1860, MOLESCHOTT (113), à la suite d'observations très variées chez le Porc, le Bœuf, et l'Homme adulte, recommande comme objet de choix le poumon du Porc et du Bœuf, ce dernier de préférence à celui du veau, et continue à conclure à l'existence de fibres musculaires lisses dans les parois alvéolaires. EBERTH (33) contredit ces observations; pour lui, MOLESCHOTT a pris pour des cellules musculaires des éléments

qui n'en étaient pas ou bien il a réellement vu des fibres musculaires, mais celles-ci appartenaient aux dernières ramifications bronchiques et non aux alvéoles.

LUSCHKA, HENLE (53), affirment eux aussi l'absence d'éléments musculaires lisses dans les parois alvéolaires du poumon de l'Homme et des Mammifères.

COLBERG (19-20) fait remarquer que les conduits alvéolaires font suite aux terminaisons bronchiques et qu'ils ont des parois composées des mêmes éléments : tissu conjonctif, fibres élastiques, fibres musculaires, capillaires et épithélium. Mais, tandis que le réseau capillaire prend dans les alvéoles une importance considérable, l'épithélium ne forme plus qu'une couche extrêmement mince et les fibres musculaires ne cheminent plus qu'isolément. Il admet ainsi l'existence de fibres musculaires dans les parois alvéolaires, mais uniquement chez les jeunes. Il ajoute que, chez l'Homme, les fibres élastiques augmentent avec l'âge, à l'inverse des fibres musculaires qui vont en décroissant.

HIRSCHMANN (56) observe, chez le cochon de lait, des faisceaux de fibres musculaires lisses courant parallèlement aux bords des vésicules ou alvéoles pulmonaires et ses préparations, soumises à CHRZONSCZEWSKY, ont entraîné l'adhésion de cet auteur.

Pour HESSLING (55), on ne peut voir aucune fibre musculaire dans les vésicules du poumon, pas plus à l'intérieur qu'à la surface de l'organe.

PISO-BORME (132) relate que, de même que chez les Amphibiens, les Reptiles et les Oiseaux, il a observé l'existence non douteuse de fibres musculaires lisses dans les parois des vésicules pulmonaires de l'Homme et des Mammifères (Porc, Bœuf, Cheval, Chien, Chat, Lapin, Hérisson, Souris, Cobaye, Mouton, Singes).

Dans ses *Eléments d'Histologie Humaine*, KÖLLIKER (70) répète que, comme A. EBERTH, il lui a été impossible de mettre en évidence la présence d'éléments contractiles dans la paroi des vésicules, qui se montrent formées seulement d'une couche de tissu conjonctif homogène et de réseaux de fibres élastiques.

AFANASSIEFF (3) se range du côté de ceux qui admettent une musculature dans la paroi des alvéoles.

F.-E. SCHULZE (159) rappelle que la plupart des histologistes nient l'existence de fibres musculaires dans les parois alvéolaires. Il a cependant trouvé des cellules musculaires sur les origines des conduits alvéolaires principaux, à l'intérieur des bourrelets alvéolaires les plus saillants. En ces points, les éléments musculaires, tantôt isolés, tantôt groupés en petits faisceaux, occupent les parties les plus superficielles du réseau élastique et sont enveloppés d'une mince couche de tissu conjonctif fibrillaire. Au niveau des alvéoles qui s'ouvrent dans les canaux alvéolaires secondaires, il n'a rien vu de semblable, ni dans la paroi, ni dans les bourrelets.

Pour RINDFLEISCH (144), les fibres musculaires décrivent de jolis anneaux encerclant les orifices des alvéoles à la manière de sphincters et formant, par leur ensemble autour des infundibula, des travées circulaires ou en forme d'anses.

J.-A. FORT (38) se borne à rappeler que l'existence de fibres musculaires lisses, admise par quelques auteurs dans le lobe du poumon, est rejetée par la presque unanimité des anatomistes.

Les méthodes d'investigation employées par W. KRAUSE (75) ne lui permirent pas d'affirmer la présence d'éléments contractiles dans les parois alvéolaires.

H. FREY (39), se basant sur les travaux de ses prédécesseurs, estime que les fibres musculaires des bronches se poursuivent sur les bronchioles d'un très petit calibre et peut-être même jusque dans le voisinage des vésicules pulmonaires, mais qu'elles manquent totalement au niveau de ces dernières. Il se demande si MOLESCHOTT et GERLACH n'ont pas pris des sections transversales très minces de ramuscules bronchiques pour des vésicules pulmonaires.

STIEDA (165) n'a vu aucune trace de fibres musculaires lisses dans les alvéoles pulmonaires. Pour lui, tous les noyaux, qui ont été pris pour des noyaux de fibres musculaires, n'étaient autres que des noyaux de cellules conjonctives.

SAPPEY (153) nie, lui aussi, l'existence d'éléments contractiles dans la paroi des alvéoles; il pense, en effet, que sur des lames

aussi minces et transparentes, ces formations n'auraient pu échapper aux recherches des histologistes qui, presque tous, sont d'accord pour les rejeter.

BRÜCKE (16) se range aux côtés de MOLESCHOTT; il estime cependant que chaque alvéole, pris séparément, n'a peut-être pas son manteau propre de fibres musculaires au même titre que les bronches qui possèdent toutes une importante tunique contractile.

KÖLLIKER (71), adoptant enfin les observations antérieures de F.-E. SCHULZE, est arrivé à admettre que les conduits alvéolaires présentent, à l'intérieur de leur paroi, de délicates travesées de fibres musculaires lisses à orientation majeure circulaire, qui forment des anneaux à l'entrée des alvéoles et des infundibula; elles manquent, par contre, dans les parois des alvéoles ainsi que dans les cloisons interalvéolaires d'un même infundibulum.

SUSSDORF (173), TOLDT (180) se joignent à ceux qui n'acceptent pas de musculature, tout au moins dans la membrane même des alvéoles. Plus tard, cependant, SUSSDORF (174) admet que l'on peut trouver, chez les Mammifères domestiques, des fibres musculaires lisses à la surface extérieure de la paroi alvéolaire.

G. GEGENBAUR (42), dans son *Traité d'Anatomie humaine*, enseigne que la paroi des bronches et même des conduits alvéolaires renferme encore des faisceaux musculaires et qu'ils ne font complètement défaut que dans la paroi des vésicules terminales ou alvéoles.

SCHENK (154) mentionne qu'entre les infundibula du poumon humain courent des fibres musculaires isolées ou réunies en faisceaux et que, pour quelques anatomistes, il y en aurait même dans les parois des alvéoles.

RAWITZ (142) a trouvé des fibres musculaires lisses dans les septa interalvéolaires.

E. KLEIN (65) admet, de même, que la tunique musculaire de la bronche terminale se poursuit sur les conduits alvéolaires ou infundibula, mais non sur les alvéoles.

Pour RAUBER (141), les fibres musculaires sont disposées comme l'a indiqué KÖLLIKER; elles manquent dans les alvéoles

et les infundibula, mais s'étendent jusque sur la portion initiale de ces derniers.

A. NICOLAS (120) rapporte qu'au niveau des conduits alvéolaires, on observe des éléments musculaires disséminés représentés, soit par des fibres isolées, soit par de petits fascicules orientés transversalement. Il ne se prononce pas quant à leur existence dans la paroi même des alvéoles, mais estime que, suivant les idées récemment admises, on peut en rencontrer dans les cloisons interalvéolaires et même, chez certaines espèces, à la surface des alvéoles.

KÖPKE (66) s'en rapportant aux recherches antérieures de PISO-BORME, RINDFLEISCH, etc., regarde l'existence d'éléments contractiles dans les parois alvéolaires comme parfaitement démontrée.

EBNER (34) n'a rencontré aucune cellule musculaire dans la paroi des alvéoles; elles existent seulement dans les bronchioles respiratoires et le début des conduits alvéolaires, où elles s'ordonnent en faisceaux circulaires autour des conduits et à l'entrée des alvéoles, disposition déjà signalée par SCHULZE et KÖLLIKER.

Pour STÖHR (167), pour SZYMONOWICZ (176), les fibres musculaires lisses sont totalement absentes dans la paroi même des alvéoles, laquelle n'est composée que d'une mince membrane hyaline entourée de très fines fibres élastiques.

De même, d'après BÖHM et v. DAVIDOFF (12), la couche musculaire des bronchioles terminales ne se prolonge pas au delà de la portion initiale des canaux alvéolaires.

On lit dans TOURNEUX (182), que les éléments contractiles, déjà espacés dans les bronchioles terminales, n'apparaissent plus que très clairsemés dans l'épaisseur des premiers éperons interalvéolaires, pour disparaître complètement à la surface des alvéoles.

J. MÜLLER (118) admet, comme SUSSDORF, que l'on peut trouver chez les Mammifères domestiques des fibres lisses au niveau de la surface extérieure de la paroi des alvéoles.

BRANCA (15) enseigne que le canal alvéolaire a, dans ses parties épaisses, la même structure que la bronche acineuse sus-jacente. On y trouve donc des faisceaux musculaires, trans-

versaux ou obliques, d'autant plus grêles et espacés que l'on s'éloigne davantage de la bronche; la paroi alvéolaire, essentiellement élastique, en est totalement dépourvue.

Pour PRENANT et BOUIN (137), la répartition des fibres musculaires dans la paroi des cavités respiratoires est encore mal connue. D'après eux, ces fibres, encore très importantes sur les plus petites bronchioles, se réduisent de plus en plus dans les canaux alvéolaires et dans leurs branches de division, où on ne les retrouve plus qu'à l'état de petits fascicules espacés, plus développés au niveau des éperons de bifurcation; à l'extrémité des canaux alvéolaires, il n'y en a plus trace. En ce qui concerne la présence et la disposition des éléments musculaires dans les cloisons interalvéolaires et à la surface des alvéoles, ils se contentent de citer l'opinion des différents auteurs qui les ont précédés.

LAGUESSE (81) montre, en 1912, que la masse principale et centrale des plus gros bourrelets des canaux alvéolaires est constituée par un faisceau de fibres musculaires lisses, réunies et entourées par de la substance conjonctive amorphe et quelques fibres collagènes. Ces faisceaux vont en diminuant peu à peu d'importance dans les canaux alvéolaires périphériques et finissent par disparaître, de telle sorte que les bourrelets alvéolaires perdent insensiblement la structure bronchique qu'ils avaient au début.

En 1919, G. DUBREUIL (27), reprenant l'étude des éléments contractiles du poumon chez l'Homme et les Mammifères domestiques (Bœuf, Cheval), constate que les bourrelets des cloisons alvéolaires sont dus surtout à la présence, à leur intérieur, de faisceaux musculaires lisses entourés de quelques grosses fibres élastiques. Chaque faisceau musculaire est formé de une à cinq fibres. Examinés sur des canaux alvéolaires, sectionnés suivant leur longueur et vus en coupe un peu épaisse, ces faisceaux s'ordonnent en un riche plexus dont chaque maille circonscrit l'ouverture d'un alvéole (Fig. 56). G. DUBREUIL a donné à cette musculature particulière des cavités respiratoires des Mammifères le nom de *sphincters lisses plexiformes des canaux alvéolaires*. Dans les cloisons alvéolaires elles-mêmes, il n'a trouvé, conformément à l'opinion classique, aucune fibre mus-



FIG. 56

Poumon de Bœuf. — Sphincter lisse plexiforme d'un canal alvéolaire. La coupe, de 50 μ d'épaisseur, intéresse le canal alvéolaire suivant son grand axe. Une partie seulement du muscle se trouve dans l'épaisseur de la coupe ; il est disposé en un réseau dont chaque maille circonscrit l'orifice d'un alvéole. (Examen au microscope binoculaire et dessin à la chambre claire). D'après G DUBREUIL.

culaire. Enfin, il a porté la question sur le terrain de la physiologie en faisant remarquer que ces muscles, extrêmement nombreux (250 à 500 dans chaque lobule) doivent par leur contraction simultanée, avoir une importance plus grande que ceux des bronches et des bronchioles (muscles de Reissessen).



FIG. 57

Poumon de Bœuf. — Canal alvéolaire et son muscle (en noir) à l'état de contraction. Remarquer l'effacement total de la lumière du canal alvéolaire et la grosse taille des faisceaux musculaires contractés. D'après G. DUBREUIL.

OGAWA (122) s'en tient à la première description de SCHULZE; il nie la présence de fibres musculaires à l'extrémité distale du canal alvéolaire. Chez le Chat, le Chien et l'Homme, mais très rarement chez ce dernier, il a trouvé des fibres lisses émanées des bourrelets musculaires d'orifice dans la paroi des alvéoles.

BALTISBERGER (5) a observé la disposition plexiforme de la musculature des canaux alvéolaires. Il est moins précis en ce qui concerne l'étendue même de cette musculature qui, tantôt disparaîtrait avant l'épanouissement des infundibula, tantôt se poursuivrait jusqu'à leur terminaison.

A. POLICARD (134) estime qu'il faut tenir compte de ce dispositif contractile intraparenchymateux au point de vue de la physiologie de la ventilation pulmonaire.

Plus récemment enfin, en 1925, G. DUBREUIL (28), a émis l'hypothèse que ces plexus musculaires avaient des effets bio-



FIG. 58

Poumon de Bœuf. — Canal alvéolaire et muscle plexiforme (en noir) complètement contracté. La lumière du canal alvéolaire est totalement effacée. D'après G. DUBREUIL.

logiques considérables, leur contraction agissant très efficacement sur les cloisons alvéolaires facilement déformables, mobiles et élastiques. Ayant fixé des poumons à l'état de distension normale, par injection dans la trachée, de liquides (Formol à 5 %, Bichromate de potasse à 3 %) suffisamment énergiques pour provoquer une réaction des éléments musculaires, il a obtenu, en certains points particulièrement heureux, un effacement complet du canal alvéolaire, les alvéoles tributaires restant distendus et orientés radiairement autour de ce nœud de contraction. (Fig. 57 et 58). Il en résulte un blocage des alvéoles et de toute la portion sous-jacente du conduit. C'est là un procédé de régulation de la ventilation des cavités aériennes, plus sensible pour G. DUBREUIL, que celui résultant de la contraction des bronches. Aussi, est-il d'avis que si de tels effets sont réalisables expérimentalement, il est bien probable qu'il en est encore de même dans certaines conditions naturelles, physiologiques ou pathologiques.

A. LAGUESSE, faisant remarquer que, dans ses reconstructions plastiques de l'acinus pulmonaire humain, il n'avait trouvé de bourrelets musclés que dans la première partie du canal alvéolaire, DUBREUIL répond qu'en effet les plexus musculaires ne se prolongent pas jusqu'à l'extrémité des canaux, mais qu'ils existent sur une longueur suffisante pour isoler en se contractant, la portion terminale de ces conduits.

Dernièrement, en 1928, F. VANDENDORPE (185), en s'adressant au procédé des coupes en série et à la reconstitution plastique d'après la méthode de Born, a donné une description très précise de la musculature des canaux alvéolaires. Ses recherches s'appliquent uniquement à l'Homme; nous y reviendrons longuement quand nous étudierons le parenchyme pulmonaire de ce dernier au double point de vue de ses formations musculaires et élastiques.

Plus récemment encore, Charles CLIFFORD MACKLIN (92 bis), dans une revue d'ensemble sur le dispositif musculaire des bronches et du poumon, se borne à rappeler qu'il existe, dans le parenchyme pulmonaire, une musculature indépendante de celle des bronches à laquelle BALTISBERGER a donné le nom de musculature interstitielle. Il estime qu'il est difficile de se prononcer actuellement sur le rôle probable de ce muscle; tout ce que l'on peut dire, c'est qu'il doit se contracter synchroniquement avec l'armature contractile des voies aérophores.

On le voit, d'après l'énumération qui précède, si la question de l'existence et de l'ordonnance des éléments contractiles dans le parenchyme pulmonaire des Mammifères a depuis longtemps déjà attiré l'attention des observateurs, c'est dans ces derniers temps seulement que l'on a commencé à soupçonner leur importance véritable et que l'on s'est préoccupé de leur rôle probable dans le mécanisme de la respiration.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Les nombreux auteurs qui les ont étudiées en sont arrivés, à peu de chose près, à des conclusions identiques. La disposition du tissu élastique ne peut être séparée de celle de la trame conjonctive, qui lui sert de soutien et que nous aurons de ce fait à envisager simultanément.

SCHRÖDER van der Kolk (157) signale et décrit, en 1845, les formations élastiques du poumon de l'Homme, qui avaient été

représentées par R. WAGNER (Icones physiol. tab. 15, fig. 6 a.)

MOLESCHOTT (112) qui, dans ses premières observations publiées en 1845, avait nié l'existence du tissu élastique dans la charpente des vésicules pulmonaires, reconnaît par la suite que la plus grande partie de ce qu'il avait tout d'abord pris pour des éléments musculaires était des fibres élastiques.

E. SCHULTZ (158) décrit un riche réseau élastique dont les fibres, entremêlées en tous sens, courent dans les parois alvéolaires, entourent leur lumière ou bien encore passent d'un alvéole à l'autre.

Pour KÖLLIKER (69), la paroi des vésicules ou alvéoles pulmonaires comprend une couche fibreuse et un épithélium. La couche fibreuse est constituée par une lame de tissu conjonctif homogène renfermant des fibres élastiques et de nombreux vaisseaux. Le tissu élastique se montre sous la forme de lames et de travées, principalement développées dans l'épaisseur des bourrelets alvéolaires, où elles s'anastomosent entre elles pour former un encadrement solide autour de chaque orifice alvéolaire. De ces travées partent de fines fibres élastiques qui cheminent à l'intérieur des parois alvéolaires où elles s'unissent en un riche réseau. Le tissu conjonctif, par contre, est peu abondant.

On lit dans DONDERS (26) que les parois des vésicules pulmonaires sont formées d'un stroma de tissu conjonctif en faible quantité, au-dessous duquel de nombreuses et très fines fibres élastiques sont disposées en réseau. Ces fibres sont plus nombreuses autour des orifices alvéolaires où elles s'ordonnent circulairement.

MILNE EDWARDS (109, p. 335) signale que le dispositif élastique de la trachée et des bronches se poursuit sur les canaux intralobulaires et jusque sur les alvéoles.

MANDL (97) a observé que le nombre des fibres élastiques du parenchyme pulmonaire augmente avec l'âge.

POUR WILLIAMS (192), le tissu élastique des alvéoles pulmonaires est particulièrement net chez les Cétacés.

Les parois vésiculaires du poumon humain, dit J. ARNOLD (4), se composent de tissu conjonctif homogène et de fibres élastiques. Ces dernières s'agencent en un riche réseau dont les élé-

ments sont habituellement très fins et très délicats. Les noyaux du tissu conjonctif sont très petits et très clairsemés. Dans les septa interalvéolaires, la substance conjonctive présente une structure plus fibrillaire; en même temps que les faisceaux de fibres élastiques deviennent moins importants.

Pour EBERTH (33), l'abondance du tissu élastique du parenchyme pulmonaire va en décroissant dans la série suivante : Laminantin, Bœuf, Cheval, Homme, Lièvre, Renard, Porc.

D'après KÖLLIKER (70), la paroi des vésicules du poumon se compose de deux plans dont l'interne, formé de tissu conjonctif délicat et homogène, revêt les capillaires, tandis que l'externe renferme des éléments élastiques et des vaisseaux. La couche interne, facilement isolable chez certains Mammifères, ne l'est pas chez l'Homme; elle est, en définitive, la continuation de la membrane limitante des muqueuses trachéale et bronchique.

On peut lire dans HENLE (53) que la charpente des alvéoles pulmonaires de l'Homme consiste toujours en une très délicate et transparente membrane basale, revêtue sur sa face externe de fines fibres élastiques. Ces fibres se disposent en épais faisceaux autour des orifices alvéolaires et forment dans le fond des alvéoles des réseaux plus fins et très touffus qui se raccordent entre eux.

FORT (38) enseigne que la couche élastique constitue l'élément principal de la paroi des vésicules pulmonaires, que les fibres élastiques situées dans les cloisons intervésiculaires sont de grosseur moyenne (2 à 4 microns) et très serrées, tandis que dans le fond des vésicules elles sont plus fines (1 micron - 1 micron, 5) et anastomosées en un réseau plus lâche.

La paroi des alvéoles, rapporte TURNER (184), se compose d'une très mince et délicate membrane fibro-élastique. Comme tous ceux qui se sont occupés du dispositif élastique du parenchyme pulmonaire, il décrit les anneaux qui circonscrivent les orifices des alvéoles ainsi que les fibres, plus ténues et d'abondance moindre, qui cheminent dans le fond de ceux-ci.

SAPPEY (153) fait remarquer que les fibres du tissu conjonctif sont beaucoup moins nombreuses que les fibres élastiques qui constituent, à elles seules, la presque totalité de la charpente du lobule pulmonaire.

TOLDT (180) décrit et figure les formations élastiques qui renforcent les parois alvéolaires du poumon humain. Au niveau des alvéoles, il observe la disposition unanimement rencontrée par tous les histologistes : travées épaisses et feutrées encadrant les orifices alvéolaires, réseaux fins et délicats tapissant les parois et le fond des alvéoles. Autour des conduits alvéolaires, les fibres élastiques suivent une direction générale circulaire.

GRANCHER (45) classe, un peu artificiellement d'ailleurs, les fibres élastiques des réseaux alvéolaires en fibres d'orifice, fibres du sac et fibres communes, suivant qu'elles s'enroulent à l'entrée des alvéoles, enveloppent leur cavité ou les relient les uns aux autres.

MALL (94-95) étudie à son tour la gangue conjonctivo-élastique du poumon, tantôt en traitant les coupes par la pancréatine qui digère le tissu élastique, tantôt en les faisant bouillir dans une solution de potasse diluée qui détruit le réticulum conjonctif. Il donne de très bonnes figures de ce réseau élastique, l'une chez l'Homme, l'autre probablement chez le Chien.

BERDAL (6) répète la description classiquement admise des réseaux élastiques alvéolaires en adoptant la classification de GRANCHER.

KLEIN (65) indique que la tunique fibro-élastique des bronches se poursuit sur les infundibula et même sur les alvéoles dont elle contribue à former la paroi.

Pour RENAUT (143), le stroma de l'alvéole consiste en une lame mince et transparente, sorte de vitrée, parcourue et renforcée par un réseau de fibres élastiques. Sauf quelques cellules connectives plates, extrêmement minces, moulées sur la paroi externe des vaisseaux de distribution, on n'y trouve pas de cellules fixes du tissu conjonctif.

RAUBER (141) a étudié la structure des parois alvéolaires; il a observé, lui aussi, l'ordonnance circulaire des fibres élastiques à l'entrée des alvéoles et au niveau du pédicule des infundibula.

MERKEL (105) mentionne la présence du tissu élastique dans les parois des cavités respiratoires où il renforce la mince mem-

brane basale qui supporte les capillaires de l'hématose et l'épithélium respiratoire.

MELNIKOW-RASWEDENKOW (104) estime que la richesse du parenchyme pulmonaire en fibres élastiques est en relation avec le grand développement de sa vascularisation.

Pour von EBNER (34), la paroi des alvéoles peut être regardée comme le prolongement de la tunique fibreuse des bronchioles. Elle est formée par une membrane fondamentale à l'intérieur de laquelle des fibres élastiques de renforcement, d'une épaisseur de 1 à 4 microns, 5, se ramifient en un riche réseau. Ce dernier se condense au niveau des bourrelets alvéolaires où ses fibres s'orientent circulairement pour former, autour des orifices alvéolaires, un anneau élastique, dont quelques fibres passent fréquemment d'un alvéole à l'autre. Le tissu conjonctif est homogène et ne renferme pas de fibrilles. On y trouve quelques cellules conjonctives isolées et des leucocytes.

LINSER (90) pense que, chez les différents animaux, il y a un parallélisme entre l'activité fonctionnelle de l'appareil respiratoire et le développement de ses formations élastiques. Il donne une bonne description du dispositif élastique du poumon de l'Homme, où l'on rencontre d'ailleurs d'importantes variations individuelles d'agencement. Tantôt les parois des alvéoles sont renforcées par un riche réseau, tantôt elles ne renferment que de rares fibrilles, tantôt enfin elles ne sont constituées que par la substance conjonctive du stroma qui supporte l'épithélium. C'est toujours dans l'épaisseur des bourrelets, où existent d'épaisses fibres formant un anneau dense et volumineux autour de chaque orifice alvéolaire, que le tissu élastique est le plus abondant. En plus de ces anneaux orificiels et s'en détachant, on trouve encore dans la paroi des alvéoles un abondant réseau de fibres élastiques renforcé par des fibres péricapillaires plus épaisses. Enfin, les petits pores, qui fréquemment font communiquer les alvéoles entre eux, sont le plus habituellement cerclés par une fibre élastique un peu plus grosse.

Pour ELLENBERGER et GUNTHER (37), la lame conjonctivo-élastique est très riche chez le Bœuf, elle l'est moins chez le

Porc, encore moins chez le Cheval et est extrêmement réduite chez le Chien.

L'opinion de SZYMONOWITZ (176) ne diffère en rien des précédentes : la paroi alvéolaire consiste en une simple membrane basale très mince et hyaline, doublée extérieurement d'un réseau élastique qui se condense autour des orifices alvéolaires.

On trouve une description identique dans le Traité d'Anatomie de TESTUT (178).

Pour TOURNEUX (182), les fibres élastiques, fines, sont appliquées et comme incrustées à la face profonde de la paroi propre des alvéoles. Elles s'anastomosent fréquemment d'alvéole à alvéole, établissant ainsi une solidarité parfaite entre tous les éléments élastiques d'un même lobule. Dans l'épaisseur d'une cloison interalvéolaire, elles occupent le plan médian.

A. OPEL (125) montre que l'appareil élastique du parenchyme pulmonaire est déjà bien développé chez les Monotrèmes.

D'après PRENANT et BOUIN (137), le tissu élastique du parenchyme pulmonaire de l'Homme ne devient substance élastique parfaite qu'après la naissance; il n'est pendant la vie fœtale qu'à l'état jeune et imparfait et n'arrive à son complet développement que dans les premiers mois de la vie (LINSER) ou même seulement à partir de la septième année (GEDHOFT). Son importance varie dans de grandes proportions suivant les individus et il se présente sous des aspects différents suivant l'état de distension ou de retrait des alvéoles. Les réseaux élastiques des alvéoles ne sont pas indépendants, mais forment un tout continu à l'intérieur du poumon. Les alvéoles sont donc physiologiquement solidaires les uns des autres dans leurs mouvements alternatifs de dilatation et de retour sur eux-mêmes. Les fibres de chaque réseau alvéolaire ont une orientation différente suivant les points : les unes se disposent en anneaux épais entourant les orifices alvéolaires à la manière des cordons d'une bourse, ce sont les « *fibres d'orifice de Grancher* »; d'autres, réunies en faisceaux plus importants, encerclent les canaux alvéolaires ou bien encore les orifices d'un groupe d'alvéoles, ce sont les « *fibres communes de Grancher* »; d'autres, enfin, dessinent sur les parois latérales et

le fond des alvéoles un délicat et fin réseau, « *fibres du sac de Grancher* », dont les mailles sont diversement conformées suivant que l'alvéole est distendu ou revenu sur lui-même.

LAGUESSE (81) a examiné les formations élastiques des septa et bourrelets septaux alvéolaires du poumon de l'Homme. Dans la paroi du sac alvéolaire, on trouve, supportant le réseau capillaire, un substratum de substance conjonctive, de fibres élastiques, de fibres conjonctives. Dans les alvéoles fixés en état de distension normale, les fibres du sac sont généralement fines et moins abondantes qu'on serait tenté de le croire. Elles forment un réseau très irrégulier et à mailles assez larges. Une bonne coloration à la résorcine-fuchsine de Weigert permet de découvrir encore un certain nombre de fibrilles extrêmement fines qui complètent ce réseau et semblent souvent se perdre dans la membrane amorphe. La direction générale des fibres élastiques est le plus souvent perpendiculaire au bord libre du bourrelet sur lequel elles s'insèrent en se divisant souvent, soit en Y, soit en patte d'oie. Les branches nées de ces divisions s'orientent alors parallèlement à la crête du bourrelet pour constituer le réseau des fibres d'orifice de la classification de GRANCHER dont les éléments sont plus nombreux et plus épais.

Dans les plus gros bourrelets des canaux alvéolaires principaux, les fibres élastiques sont presque toutes localisées à la périphérie de ces épaisissements, où elles s'ordonnent parfois en une couronne plus ou moins régulière. Le plus souvent, elles ne forment, sur un ou deux rangs, qu'une mince voûte sous-épithéliale très superficielle, au niveau du bord libre du bourrelet. De même direction que le bourrelet, elles apparaissent sur les coupes, suivant que ce dernier est intéressé transversalement ou obliquement, sous forme de simples points ou de petits bâtonnets.

Bien mises en évidence par la méthode de Bielchowsky, les fibres conjonctives sont, par contre, peu nombreuses. On peut voir dans chaque paroi d'alvéole deux ou trois fibres de grosseur moyenne, aplaties et légèrement sinueuses, allant prendre insertion sur des fibres orificielles de même nature. De ces premières fibres se détachent de très fines fibres de tramule,

qui, s'accolant et se séparant, échangeant de minces faisceaux de fibrilles, dessinent un plexus très délicat.

POLICARD (134) enseigne, dans son Précis d'Histologie physiologique, que le dispositif élastique du parenchyme pulmonaire de l'Homme est très développé et qu'il se continue, d'une part avec celui des bronches, d'autre part avec celui de la plèvre viscérale. Il rappelle la classification un peu schématique de GRANCHER en faisant ressortir la solidarité des réseaux alvéolaires entre eux. Faibles et réduites chez le nouveau-né, ces formations augmentent avec l'âge ainsi que par le fonctionnement. Chez le vieillard, par contre, elles sont sujettes à des altérations : perte de leur élasticité, calcification.

Tout récemment, LAGUESSE et VANDENDORPE (85) ont repris l'étude des éléments conjonctifs des parois alvéolaires du poumon humain et de leurs rapports avec les formations élastiques. Ils font d'abord remarquer que la plupart des histologistes, préoccupés surtout des formations élastiques, avaient complètement négligé les éléments conjonctifs, habituellement considérés comme réduits à une simple lamelle de substance conjonctive amorphe. Ils rappellent ensuite les recherches de MALL (94), ORSOS (126), RUSSAKOF (150) et OGAWA (122) qui, par des moyens divers (digestion par la pancréatine, coloration par la picro-fuchsine de Van GIESON, méthode de Bielchowsky), décelèrent un réseau extrêmement fin et serré de fibres nettement anastomosées qui, pour MALL, ne pouvaient être ni des fibres élastiques, ni des « fibres collagènes blanches ».

LAGUESSE et VANDENDORPE ont traité des coupes, prélevées sur le poumon d'un supplicié de 26 ans, par la méthode de Bielchowsky-Lévi et par celle d'Hortéga. Ils ont constaté que, sur des coupes épaisses de 50 microns, les parois alvéolaires semblaient uniquement constituées par un réseau serré à traversées onduleuses, l'ensemble de l'alvéole ayant l'aspect d'une corbeille en osier tressé, dont les brins seraient inégaux et sinueux. Une fibre assez épaisse (2 à 4 microns), très onduleuse, est enroulée autour de l'orifice de la corbeille alvéolaire. De cette fibre naissent de nombreux rameaux de tout ordre, onduleux, rubannés, de largeur inégale, qui s'unissent par anastomoses vraies en un inextricable réseau. Un fort

grossissement permet d'apercevoir des fibres plus fines encore formant des mailles plus étroites. Ces fibres sont colorées par le picro-noir naphtol de Curtis en un bleu moins foncé que les fibres de même calibre des gaines vasculaires et la teinte va en se dégradant de la plus grosse aux plus fines; celle qui entoure l'orifice n'est donc le plus souvent que pénécollagène et les rameaux qui en partent sont des fibres réticulées précollagènes. En associant ces colorants au Weigert, on peut se rendre compte que si les branches principales cheminent volontiers au contact ou au voisinage des fibres élastiques, on ne peut dire qu'elles les accompagnent toujours. D'ailleurs, réseau précollagène et réseau élastique ont des aspects et un mode de ramification très différents. De plus, au niveau des orifices alvéolaires, dans les bourrelets septaux, l'anneau des fibres élastiques est plus superficiel que la fibre conjonctive d'orifice. Dans les bourrelets renfermant un faisceau de fibres musculaires lisses, ce dernier se trouve situé entre les deux formations élastique et conjonctive et ses éléments sont dissociés par de fines fibres élastiques et par deux ou trois fibres conjonctives, la fibre conjonctive d'orifice, la plus épaisse, étant toujours la plus profonde.

Tout récemment, enfin, F. VANDENDORPE (185) a repris, au cours de ses recherches sur la musculature des canaux alvéolaires, l'étude des formations élastiques et conjonctives des bourrelets septaux. Nous reviendrons en détail sur le résultat de ses travaux quand nous envisagerons ces dispositifs dans le poumon humain.

On le voit, ce n'est que tout dernièrement que l'on a acquis des notions vraiment précises sur l'existence et la répartition des fibres précollagènes réticulées, qui sillonnent la substance amorphe des parois alvéolaires. Pour le tissu élastique, par contre, les observations n'ont guère varié. Tous les auteurs sont d'accord pour décrire, dans le poumon des Mammifères, des réseaux de fibres orificielles d'où se détachent les fibres plus grêles des réseaux alvéolaires pariétaux. Tous concluent, enfin, à la continuité et à l'étroite solidarité des différents réseaux élastiques : bronchiques, alvéolaires, péri-alvéolaires et pleuraux. Il n'y a donc pas des dispositifs élastiques autonomes

pour chacune des parties constituanles du poumon, mais un seul et même réseau qui se poursuit d'une façon tout à fait continue dans toute l'étendue de l'organe. C'est là une notion banale dont nous avons vérifié la réalité chez tous les Mammifères que nous avons examinés.

ÉTUDE ET DESCRIPTION DE CES DIFFÉRENTES FORMATIONS CHEZ QUELQUES ESPECES DE MAMMIFERES

Le tissu musculaire, ne bénéficiant pas d'affinités tinctoriales électives, est parfois difficile à reconnaître, à l'inverse du tissu élastique facilement mis en évidence aujourd'hui par des colorations spécifiques très précises. D'autre part, on a de tout temps reconnu l'importance de l'élasticité du parenchyme pulmonaire, tandis que sa contractilité a toujours été considérée comme à peu près négligeable. Il en résulte que, pour les Mammifères anciennement observés, nous n'avons trouvé le plus souvent dans la littérature que des descriptions concernant les formations élastiques seules. Dans nos investigations, nous avons toujours observé simultanément les deux appareils musculaire et élastique en raison des rapports intimes qu'ils présentent au double point de vue anatomique et fonctionnel.

MONOTRÈMES

Echidné soyeux, *Echidna aculeata* Shaw.

Le poumon de l'Echidné soyeux a été étudié par OPPEL (125). Sur les bronches de 1 à 1m/m. 5, la muqueuse, plissée, comprend un épithélium cylindrique reposant sur un chorion dont les fibres élastiques constituent des amas particulièrement nets à l'intérieur des plis. Viennent ensuite une couche assez épaisse de fibres musculaires lisses, ayant de 6 à 8 rangées de cellules et enfin l'adventice. Il n'y a ni glandes, ni cartilage.

Dans les bronches de moins de 1 m/m., la couche musculaire diminue d'épaisseur, l'épithélium s'abaisse graduellement, devient cubique, puis enfin s'aplatit tout à fait, en même temps que la lumière s'élargit. L'apparition de l'épithélium plat respiratoire marque la disparition des fibres musculaires lisses.

Les fibres élastiques, par contre, se poursuivent sur les alvéoles où elles s'ordonnent en une trame finement tressée. OPPEL donne deux bonnes figures (Fig. 59 et 60) des réseaux élasti-

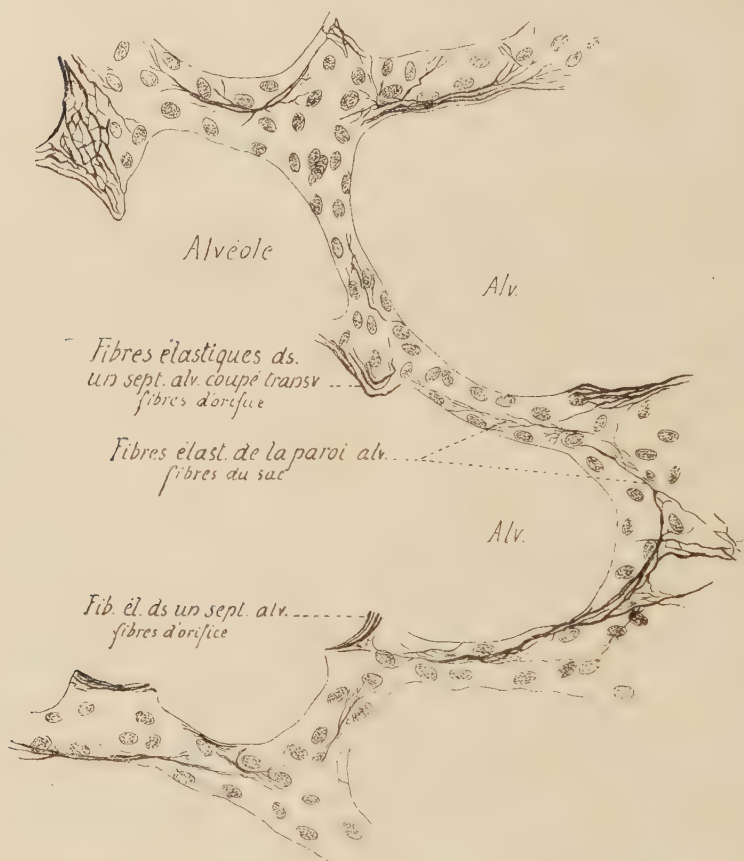


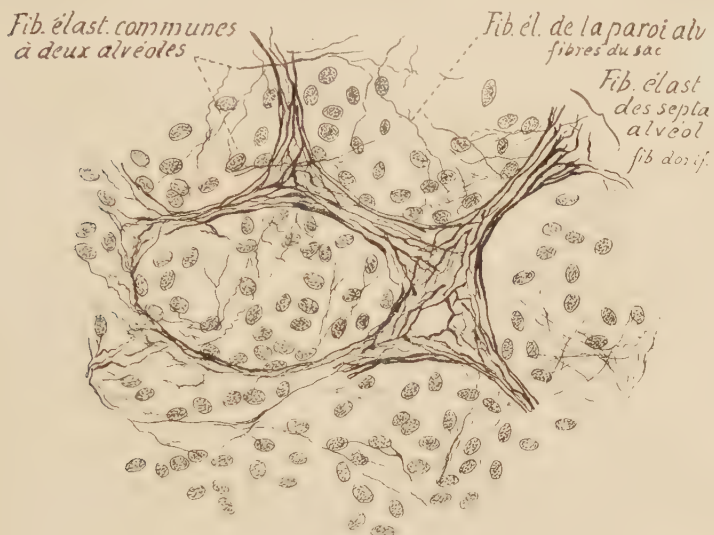
FIG. 59

Poumon d'Echidné soyeux, *Echidna aculeata* Shaw. — Coupe perpendiculaire aux septa alvéolaires. Formations élastiques. Résorcine-fuchsine de Weigert. Gr. = 452. D'après A. OPPEL.

ques alvéolaires du poumon de l'Echidné, après coloration à la résorcine-fuchsine de Weigert. Les orifices des alvéoles sont encadrés par de solides anneaux de fibres élastiques qui, sur les septa intéressés transversalement par la coupe, se montrent sous l'aspect de courtes baguettes foncées. Sur les parois et le fond des alvéoles, les fibres élastiques se disposent en un

délicat réseau en forme de coupe. Enfin, des fibres communes relient entre elles les formations élastiques alvéolaires, disposition que l'on retrouve dans toute la Série.

Ces différents tissus existent déjà chez le fœtus, mais ils n'atteignent leur complet développement qu'après la naissance.



F. 60

Poumon d'Echidné soyeux, *Echidna aculeata* Shaw. — Formations élastiques. Les orifices alvéolaires sont vus de face. Résorcine-fuchsine de Weigert. Gr. = 500. D'après A. OPPEL.

Ornithorhynque, *Ornithorhynchus anatinus* Gray.

OPPEL (125) a observé dans le poumon de l'Ornithorhynque une structure à peu près analogue à celle de l'Echidné.

MARSUPIAUX

OPPEL (125), qui a étudié le poumon d'un certain nombre de Marsupiaux (*Aepyprymnus rufescens*, *Trichosurus vulpecula* Gray., *Phascolarctus cinereus* Goldf., *Perameles obesula* Geoff., *Dasyurus hallucatus*) ne dit rien sur l'existence ou l'absence du tissu musculaire lisse dans leur parenchyme pulmonaire. Il a constaté que le tissu élastique est bien développé chez

Aepyprymnus rufescens; que l'on peut voir, même à un faible grossissement, les volumineux amas qu'il forme au niveau du bord libre des septa alvéolaires chez *Trichosurus vulpecula* Gray (*Phalangista*); il a observé enfin que, chez le fœtus de *Dasyurus hallucatus*, les fibres élastiques sont déjà bien indiquées, particulièrement au niveau des bourrelets septaux alvéolaires.

ÉDENTÉS

Pangolin de Java, *Manis javanica* Desm.

OPPEL (125) signale que, chez cette espèce de Pangolin, le tissu élastique est très abondant dans le parenchyme pulmonaire, non seulement au niveau des septa, mais encore dans toute l'étendue des parois alvéolaires. Il ne dit rien du tissu musculaire.

CÉTACÉS

STANNIUS (164), LEUCKART (83), mentionnent la grande épaisseur du revêtement pleural des Cétacés et leur richesse en fibres élastiques. Ils restent muets sur le dispositif élastique du parenchyme pulmonaire lui-même.

WILLIAMS (192), comme nous l'avons déjà dit, a indiqué l'abondance du tissu élastique dans la paroi des alvéoles pulmonaires des Cétacés.

POUR O. MULLER (117); la richesse du poumon des Cétacés en fibres élastiques résulterait de la grande faculté d'extensibilité que possède la cage thoracique de ces animaux.

Dauphin commun, *Delphinus Delphis* L.

Au cours de recherches entreprises avec A. LACOSTE (78-79) sur les signes morphologiques de l'adaptation à la plongée chez les Mammifères marins, nous avons eu l'occasion d'étudier le parenchyme pulmonaire du Dauphin au point de vue de ses dispositifs musculaire et élastique.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Les alvéoles pulmonaires du Dauphin sont beaucoup plus volumineux que ceux de l'Hom-

me. Les cloisons alvéolaires sont constituées par une mince lame de tissu conjonctif tapissée sur l'une et l'autre de ses faces par le réseau des capillaires fonctionnels. A l'intérieur des bourrelets septaux intervalvéolaires, on trouve de minces faisceaux de fibres musculaires lisses ayant même direction que les bourrelets et cheminant au voisinage de leur bord libre. Ces faisceaux contractiles sont, toutes proportions gardées, beaucoup moins volumineux que les sphincters lisses plexiformes décrits par G. DUBREUIL chez le Bœuf et chez l'Homme. Ils n'en forment pas moins un plexus musculaire, mais bien plus grêle, peut-être même discontinu, dont les travées encadrent les orifices des alvéoles. Cette musculature va en décroissant à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité des canaux alvéolaires, où l'on peut encore rencontrer quelques éléments contractiles à l'entrée des derniers alvéoles. Il ne paraît pas y avoir de fibres musculaires lisses dans la paroi même du sac alvéolaire.

Cette pauvreté relative du parenchyme pulmonaire du Dauphin en tissu musculaire est d'autant plus digne de remarque qu'elle contraste avec le grand développement de ce même tissu au niveau des plus petites ramifications bronchiques. En effet, sur des bronches ayant 1 m/m. 5 de diamètre et au-dessous, on observe l'existence de véritables diaphragmes musculaires lisses, perforés à leur centre (Pl. VII, A), occupant toute la hauteur des espaces intercartilagineux et, comme ces derniers, régulièrement espacés (Pl. VI). Ces diaphragmes persistent jusqu'à l'extrémité de la bronche, où ils forment, au niveau de l'ouverture de celle-ci dans les canaux alvéolaires, un véritable sphincter lisse annulaire. Dans ces diaphragmes les cellules musculaires sont rendues solidaires par les minces cloisons collagènes des manchons pellucides, qui sont elles-mêmes parcourues par un double réseau élastique, circulaire et radié, en continuité avec les réseaux élastiques de la tunique fibro-cartilagineuse. Il y a là une disposition tout à fait singulière permettant l'obturation complète, sur une certaine longueur, des derniers conduits aériens et dont le rôle fonctionnel, adapté sans doute à la plongée, apparaît comme assez complexe.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Les orifices alvéolaires sont entou-

rés par un puissant cerceau élastique, formé par la juxtaposition de nombreuses lamelles élastiques très fines, tassées les unes sur les autres. C'est immédiatement au-dessous de cet appareil élastique et entre les lamelles les plus profondes que sont situées les fibres musculaires lisses des bourrelets alvéolaires. De ces lamelles d'orifice se détachent des réseaux élastiques dont les fibres, plus fines et plus discrètes que chez l'Homme, dessinent dans la paroi du sac alvéolaire des mailles assez larges; elles répondent aux fibres du sac de la classification de GRANCHER. Enfin, des fibres communes relient entre eux les réseaux élastiques de plusieurs alvéoles contigus ou voisins.

On constate encore chez le Dauphin un important appareil élastique annexé au feuillet viscéral de la plèvre et dont la couche interne se continue avec les formations élastiques du poumon lui-même (Pl. VII, B.).

SIRÉNIENS

La littérature scientifique est assez pauvre sur la structure fine du poumon des Siréniens.

RAPP (139) rapporte que, d'après A.-V. HUMBOLDT, le parenchyme pulmonaire des Lamantins (*Manatus* Cuv.) est remarquable par la grandeur de ses alvéoles que l'on peut comparer à de grandes vessies natatoires.

LEYDIG (88 p, 376) a constaté que, chez *Manatus australis* Tils., la plèvre, de nature conjonctive, renferme de très fines fibres élastiques.

Enfin, EBERTH (33), en se basant sur l'abondance des fibres élastiques, classe le poumon des Lamantins en première ligne, avant celui du Bœuf, du Cheval et de l'Homme.

PÉRISSODACTYLES

Cheval domestique, *Equus caballus* L.

PISO-BORME (132) a observé des fibres musculaires lisses dans le parenchyme pulmonaire du Cheval.

EBERTH (33) a constaté que le poumon du Cheval renfer-

mais moins de fibres élastiques que celui du Bœuf et davantage que celui de l'Homme.

LINSER (90), étudiant le parenchyme pulmonaire d'un vieux cheval, trouve que les formations élastiques y sont à peu près dans les mêmes proportions que chez la vache. Elles sont, de plus, très fortes, mais moins serrées.

POUR ELLENBERGER et GUNTHER (37), la trame conjonctivo-élastique du poumon est moins importante chez le Cheval que chez le Bœuf et le Porc.

G. DUBREUIL (27-28) a étudié en 1919 et 1925 les sphincters lisses plexiformes des canaux alvéolaires du Cheval en même temps que ceux de plusieurs autres Mammifères domestiques.

Nous les avons examinés à notre tour, ainsi que les formations élastiques qui les accompagnent (Pl. VIII. A).

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Si l'on observe, sur des coupes moyennement épaisses, des canaux alvéolaires intéressés suivant leur longueur, on aperçoit, à l'intérieur des bourrelets septaux intervalvéolaires, de petits faisceaux de fibres musculaires lisses. Ces faisceaux sont situés très superficiellement le long du bord libre de ces bourrelets. Disposés autour des orifices alvéolaires à la manière de petits sphincters, ils s'anastomosent et se continuent avec ceux des orifices voisins. Ainsi se constitue, autour de la lumière centrale du canal alvéolaire, un véritable grillage contractile dont chaque maille circonscrit l'ouverture d'un ou plusieurs alvéoles. Les travées de ce plexus vont en décroissant d'importance à mesure que l'on s'éloigne de la bronche et se prolongent, toutefois, jusqu'au voisinage de l'extrémité même du conduit.

Contrairement à l'opinion classiquement admise, nous avons pu déceler la présence d'éléments contractiles dans la paroi même des alvéoles et cela jusque sous la plèvre, par conséquent à l'extrémité ou tout au moins très près de l'extrémité des canaux alvéolaires (5 *ter*).

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — L'entrée de chaque alvéole est maintenue béante par un solide anneau élastique, bien moins épais que ceux que l'on trouve chez le Dauphin, mais encore assez important. Ces anneaux sont facilement décomposables

en fibres élastiques de grosseur moyenne qui, passant d'un orifice à l'autre, forment autour de la lumière centrale du canal alvéolaire, un puissant plexus élastique. Les travées de ce plexus se superposent exactement aux faisceaux des sphincters lisses plexiformes dont les éléments sont situés entre les fibres élastiques. D'assez grosses fibres en anse se détachent, par leurs extrémités de points opposés des cerceaux élastiques des orifices alvéolaires et, dans leur trajet au sein des parois vésiculaires, s'anastomosent en un réseau très lâche. Des fibres communes relient entre eux les différents réseaux alvéolaires.

ARTIODACTYLES

I. Artiodactyles pachydermes

Porc domestique, *Sus domesticus* Brisson.

Les formations musculaires du parenchyme pulmonaire ont été observées chez le Porc par MOLESCHOTT (113), qui recommande ce mammifère comme objet d'étude, puis par PISO-BORME (132) et récemment par G. DUBREUIL.

Les formations élastiques ont attiré davantage l'attention des histologistes, mais ces derniers sont en désaccord au sujet de leur abondance. C'est ainsi que, pour EBERTH (33), elles seraient moins développées que chez l'Homme tandis que pour LINSER (90) elles seraient plus nombreuses.

Personnellement, nous avons trouvé la disposition suivante :

TISSU MUSCULAIRE. — Les formations musculaires sont particulièrement nettes et bien développées. La couche musculaire des dernières bronchioles se prolonge sur les conduits alvéolaires et ses éléments se disposent en un puissant réseau, dont chacune des mailles encadre un orifice alvéolaire. Les fibres musculaires intéressées obliquement, transversalement ou encore, mais plus rarement, longitudinalement par la coupe, forment des faisceaux qui cheminent à l'intérieur des bourrelets septaux interalvéolaires, au voisinage immédiat de leur bord libre. Formés de cinq, six et même dix fibres dans les plus

grosses cloisons, ces faisceaux vont en diminuant progressivement d'épaisseur à mesure que l'on s'approche du fond des canaux alvéolaires, où ils se réduisent à de très minces fascicules difficiles à observer et à suivre. Un examen très attentif permet cependant encore de reconnaître des cellules musculaires lisses, peu nombreuses, il est vrai, et le plus souvent isolées, jusque sous le feuillet viscéral de la plèvre.

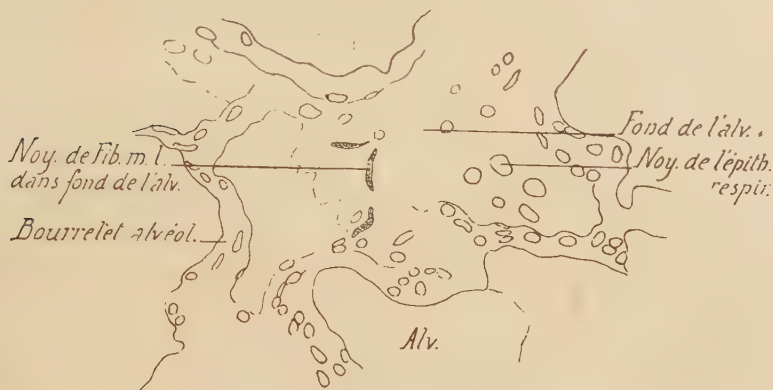


FIG. 61

Poumon de Porc. — Fibres musculaires lisses situées dans le fond d'un alvéole pulmonnaire. 20 μ . Formol. Hématéine-écsine. Gr.=454.

Nous avons recherché systématiquement, dans tous les poumons de Mammifères que nous avons eu l'occasion d'examiner, s'il y avait des fibres musculaires dans la paroi même des alvéoles (5 *ter*). En ce qui concerne le Porc, nous pouvons répondre affirmativement; mais elles sont rares, isolées et localisées le plus souvent dans la partie de la paroi avoisinant immédiatement les bourrelets (fig. 61). EBERTH, puis HENLE, contredisant MOLESCHOTT, qui avait signalé la présence d'éléments contractiles dans la paroi des vésicules pulmonnaires des Mammifères, pensaient que cet auteur avait pris pour des alvéoles la coupe de toutes petites bronchioles. C'est là une erreur trop grossière pour un histologiste; mais il en est une autre beaucoup plus facile à commettre, c'est de regarder des fibres musculaires, appartenant à une artériole ou à une petite

bronche coupées tangentiellement et situées immédiatement au-dessus ou au-dessous du plan de la coupe, comme appartenant à un fond d'alvéole. Une localisation précise s'impose donc dans ce cas; d'ailleurs, la direction des fibres toutes parallèles entre elles et la présence d'un vaisseau ou d'une bronchiole dans le voisinage suffiraient à lever tous les doutes.

Quoi qu'il en soit, on peut conclure à l'existence de quelques fibres musculaires émigrées des sphincters plexiformes, à l'intérieur des parois alvéolaires. A ce sujet, certaines remarques nous paraissent nécessaires : les noyaux des fibres musculaires lisses situées dans la paroi ou le fond des alvéoles nous ont en général semblé plus larges et moins colorés que ceux des cellules contractiles appartenant aux bronches et aux vaisseaux. De plus, les limites des fibres elles-mêmes sont peu marquées et souvent même tout à fait invisibles; ces aspects sont dus, pensons-nous, à l'étirement et à l'aplatissement de ces éléments du fait de la distension de la paroi alvéolaire.

TISSU ÉLASTIQUE. — Il est bien difficile et il serait illusoire de chercher à établir une gradation quelconque entre les poumons des différents Mammifères en se basant sur leur richesse en tissu élastique. En effet, les formations élastiques peuvent paraître plus ou moins abondantes suivant le point examiné, l'épaisseur de la coupe, la méthode employée ainsi que le soin apporté dans leur différenciation. Elles peuvent, de plus, varier avec l'âge; c'est ainsi que, chez l'Homme, elles sont d'autant plus abondantes que le sujet est plus âgé. Il nous a semblé, cependant, que chez le Porc, elles étaient moins développées que chez l'Homme et beaucoup moins que chez le Dauphin. Ici encore, la disposition des éléments élastiques à l'intérieur du parenchyme est la même et l'on trouve : des fibres d'orifice cernant les ouvertures des alvéoles d'un anneau élastique; des fibres du sac, émanées de ces anneaux orificiels et enveloppant les alvéoles d'un délicat et fin feutrage; enfin, des fibres communes solidarissant entre eux tous les systèmes alvéolaires, en relation eux-mêmes avec les réseaux élastiques des gaines péri-lobulaires (très marquées chez le Porc) de la plèvre et des bronches.

Sanglier ordinaire, *Sus scrofa* L.

Comme il était facile de le prévoir, nous avons retrouvé, dans le parenchyme pulmonaire du Sanglier, la même disposition des tissus musculaire et élastique que chez le Porc. En certains points favorables, il nous a été permis de suivre les derniers fascicules des sphincters plexiformes jusque dans les derniers bourrelets des canaux alvéolaires, au voisinage même de la gaine perilobulaire et de la plèvre. Il nous a encore été possible d'identifier quelques cellules musculaires lisses dans les parois alvéolaires. Nous avons été gêné dans nos observations par la présence d'une infiltration lymphoïde diffuse assez marquée. Nous avons constaté de plus, notamment autour des bronches et des vaisseaux, de véritables gaines de tissu lymphoïde. Cette infiltration tenait très probablement, en partie du moins, à ce que le poumon, que nous avons examiné, était parasité. Il faut savoir, cependant, qu'une légère infiltration lymphoïde du parenchyme pulmonaire n'est pas rare, et il nous a été donné de l'observer chez un certain nombre d'autres Mammifères qui n'étaient nullement infestés. A. GUIESSE-PELLISSIER (48) a montré, en effet, qu'il existait dans le poumon un vaste organe lymphoïde, intimement uni à sa charpente, comprenant une partie diffuse occupant les parois alvéolaires et des parties compactes formant des amas plus ou moins volumineux dans les adventices bronchiques et vasculaires.

II. Artiodactyles ruminants

Chameau Dromadaire, *Camelus dromedarius* L.

Nous n'avons rien trouvé, dans la littérature scientifique, concernant les dispositifs musculaire et élastique du poumon du Dromadaire; voici ce que nous avons personnellement observé.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Nous ne dirons presque rien du dispositif musculaire du parenchyme pulmonaire du Dromadaire, car l'unique poumon qu'il nous a été permis d'examiner était pathologique et, par endroits, fortement sclérosé. Nous

avons trouvé des fibres musculaires lisses, mais ces dernières étaient complètement noyées et comme perdues à l'intérieur des bourrelets septaux considérablement épaissis par l'hyperplasie des éléments conjonctifs. En ne considérant que les points d'apparence normale, le tissu musculaire nous a paru bien moins abondant que chez les autres Mammifères que nous avons étudiés. La prudence nous interdit de pousser plus loin la description.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Le tissu élastique, par contre, peut être fort bien étudié et se compose, suivant le type habituel, de fibres orificielles entourant les ouvertures des alvéoles et raccordées avec des fibres beaucoup plus fines disposées en un délicat réseau dans les parois alvéolaires elles-mêmes.

Cerf, *Cervus* L.

D'après LINSER (90), le stroma du parenchyme pulmonaire est chez le Chevreuil vulgaire, *Cervus capreolus* L., et le Cerf élaphe, *Cervus élapus* L., presque exclusivement constitué par du tissu élastique. Les fibres élastiques sont d'une grosseur moyenne et si serrées qu'il est difficile de les suivre sur des coupes un peu épaisses. Le tissu élastique des bronches forme dans le chorion des amas compacts à l'intérieur des plis. Le dispositif élastique de la plèvre présente à peu près les mêmes caractéristiques que chez le Cheval.

Sur les dispositifs musculaires du poumon des Cervidés, nous n'avons trouvé aucun document.

Mouton domestique, *Ovis aries* L.

Chez le Mouton, le parenchyme pulmonaire est très dense, ce qui en rend parfois l'observation assez délicate.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Presque aussi importantes que chez le Bœuf, les formations musculaires (pl. VIII, B) sont particulièrement faciles à étudier sur des coupes un peu épaisses intéressant longitudinalement une bronchiole et un des canaux alvéolaires qui lui font suite. Arrivé à l'extrémité de

la bronche, le muscle de Reissessen s'épanouit en un riche plexus dont les travées, entées les unes sur les autres dans tous les plans, se poursuivent sur toute la longueur du canal alvéolaire. Ces travées, dont les plus grosses renferment environ six à huit fibres, cheminent à l'intérieur des bourrelets septaux et, passant d'un alvéole à l'autre, réalisent à l'entrée de chacun de ceux-ci un véritable petit sphincter.

Enfin, une recherche systématique et attentive permet de reconnaître, dans l'épaisseur des parois alvéolaires, quelques noyaux en bâtonnet appartenant très vraisemblablement à des fibres musculaires lisses, excessivement rares, toujours isolées et n'occupant jamais le fond même du sac alvéolaire (3^{ter}).

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Les formations élastiques sont plus denses chez le Mouton que chez le Bœuf. Elles continuent l'armature élastique des bronches et comprennent : 1) un réseau principal dont les travées, décomposables en fibres de moyenne grosseur, circonscrivent les orifices des alvéoles et s'étendent d'une extrémité à l'autre du canal alvéolaire; 2) des réseaux de deuxième ordre constitués par : a) un plexus à mailles irrégulières et très larges, dont les fibres émanées du réseau principal ou orificiel traversent en écharpe le fond des alvéoles; b) à l'intérieur des mailles de ce dernier plexus, une trame extrêmement fine et délicate remplissant tous les intervalles laissés libres à l'intérieur de la paroi alvéolaire.

Bœuf domestique, *Bos taurus* L.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — La plupart des auteurs qui se sont préoccupés de l'existence et de la répartition du tissu musculaire dans le parenchyme pulmonaire des Mammifères, ont examiné le poumon du Bœuf. C'est ainsi que MOLESCHOTT, suivi de PISO-BORME et de quelques autres anatomistes, avait signalé depuis longtemps la présence d'éléments contractiles dans la paroi même des alvéoles.

Récemment, G. DUBREUIL (27), étudiant les sphincters lisses plexiformes des canaux alvéolaires des Mammifères, a pris le poumon du Bœuf pour l'un des types de sa description. Il a

figuré ces plexus, vus en coupe, à l'état de contraction (fig. 57 et 58) et de relâchement (fig. 62); il en a aussi donné une représentation dans l'espace (fig. 56). Il s'exprime ainsi : « Lorsque la coupe a intéressé une bronchiole terminale et, suivant son axe, un canal alvéolaire qui lui fait suite, on voit des faisceaux musculaires lisses autour de la bronchiole et dans chaque bourrelet de cloison alvéolaire. (Nous nommons « bourrelet » la partie renflée qui termine la cloison alvéolaire du côté du canal). Il est facile de se convaincre que le bourrelet est causé par la présence, dans son intérieur, des faisceaux musculaires lisses qui ont autour d'eux quelques grosses fibres élastiques (fibres d'orifice). Les fibres lisses, groupées en faisceaux, sont donc plongées dans la masse de tissu conjonctif qui renferme en même temps les fibres élastiques et les fibres conjonctives. Le muscle ne quitte jamais, semble-t-il, le bourrelet, et on ne trouve aucune fibre lisse dans les minces cloisons alvéolaires, ce qui est conforme à l'opinion classique. Chaque faisceau musculaire est formé de 1 à 5 fibres.

« Pour avoir une idée nette de la forme et de la distribution des muscles des canaux alvéolaires, il faut les voir, coupés suivant leur longueur, dans une coupe épaisse de poumon légèrement rétracté. On voit alors, sur une coupe heureuse, le muscle développer une série de mailles entées les unes sur les autres, envoyant une série de faisceaux dans les plans variés de façon à former dans l'ensemble un riche réseau musculaire dont chaque maille embrasse l'ouverture d'un alvéole (fig. 56). On voit sur la figure le magnifique enlacement des faisceaux musculaires, mais on n'a une bonne idée du dispositif plexiforme que par un examen au microscope binoculaire. On se rend compte aisément que la coupe (1/20 de millimètre) ne renferme qu'une partie du muscle total qui se prolonge en réalité dans la coupe précédente comme dans la suivante, et s'enfonce très loin dans l'acinus pulmonaire. »

Il n'y a rien à ajouter à cette description. Disons cependant que de tous les Mammifères examinés par nous, c'est chez le Bœuf que ces plexus musculaires semblent le plus déve-

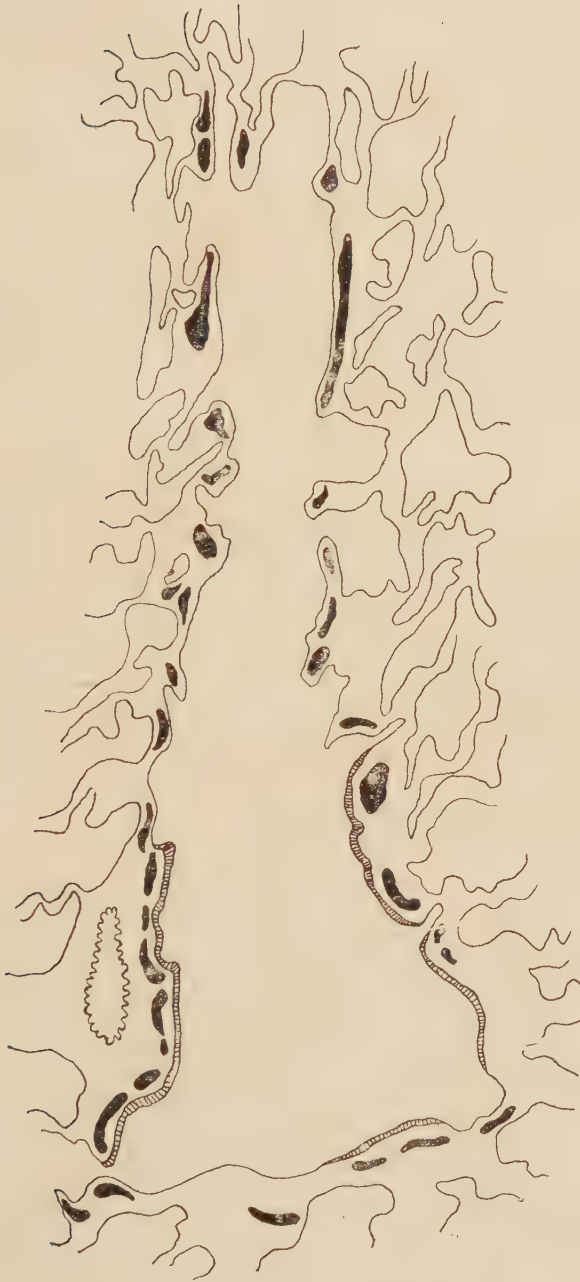


FIG. 62

Poumon de Bœuf. — Bronchiole terminale et canal alvéolaire coupés longitudinalement. Les coupes du muscle plexiforme sont marquées en noir dans les bourrelets alvéolaires. D'après G. DUBREUIL.

loppés (pl. IX, B). Ce sont ces épaisses travées musculaires qui donnent aux gros bourrelets, vus en coupe transversale, cette forme particulière en champignon, en tête de clou. Dans les plus gros bourrelets, les fibres sont assez nombreuses 6, 7 et davantage. Les faisceaux vont en diminuant graduellement d'épaisseur à mesure que l'on se rapproche de l'extrémité du canal alvéolaire, où l'on trouve encore des éléments contractiles. La présence de fibres musculaires dans la dernière portion du conduit alvéolaire est facile à constater à l'intérieur des bourrelets et cloisons situés au voisinage immédiat de la plèvre.

Enfin, l'opinion classique, qui veut que l'on ne rencontre jamais de cellules musculaires dans l'épaisseur des parois alvéolaires, ni dans le fond des alvéoles, ne nous paraît pas devoir être maintenue intégralement (5 *ter*). Il existe, en effet, et sans aucun doute possible, des fibres musculaires peu nombreuses il est vrai, mais très nettes, dans la paroi même des alvéoles pulmonaires du Bœuf et cela jusque dans la portion ultime du canal alvéolaire (fig. 63). C'est ce que MOLESCHOTT avait soutenu dès le début, malgré les dénégations de ses contemporains. Cependant, nous devons à la vérité de dire que de telles fibres pariétales sont rares et le plus souvent à l'état isolé et par suite sans aucune importance au point de vue fonctionnel.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — EBERTH (33), ELLENBERGER et GUNTHER (37) regardent le parenchyme pulmonaire du Bœuf comme étant le plus riche en formations élastiques.

J. MAYR se borne à étudier l'appareil élastique de la plèvre et de l'enveloppe conjonctive périlobulaire, cette dernière particulièrement développée chez ce Mammifère.

LINSER (90) a indiqué que la trame élastique péri-alvéolaire était, chez la vache, plus dense et plus serrée que chez l'Homme.

De notre côté, nous avons observé la disposition suivante : chez le Bœuf, on peut décrire, comme chez tous les Mammifères, des fibres communes, des fibres d'orifice et des fibres du sac (pl. X, A). Les anneaux orificiels nous ont paru moins volumineux que ceux du Cheval; leurs éléments, de grosseur

moyenne, sont plus serrés et moins faciles à individualiser, ce qui donne à leur ensemble, principalement dans les bourrelets coupés transversalement, l'apparence de petites baguettes. Ces anneaux élastiques, entés les uns sur les autres,

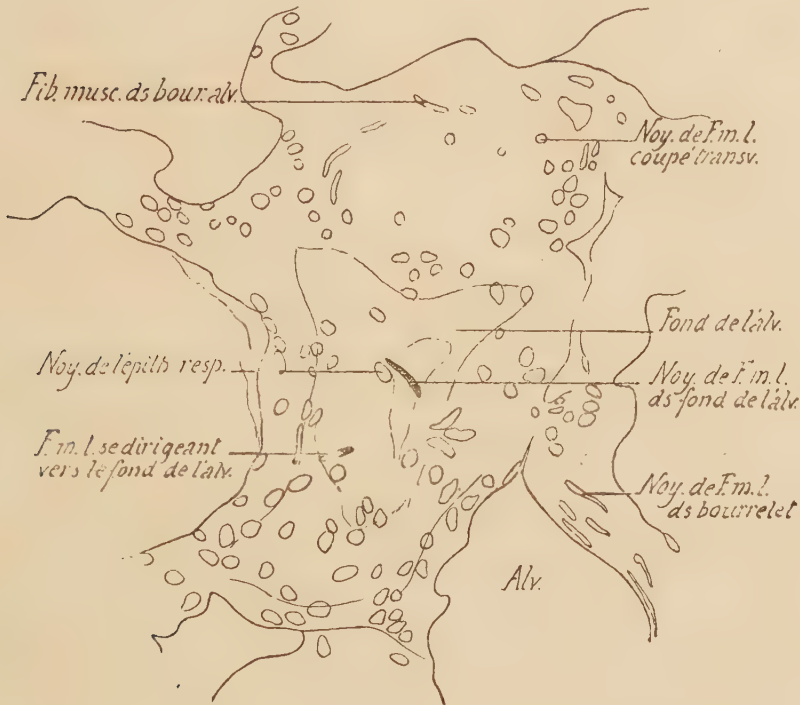


FIG. 63

Poumon de Bœuf. — Fibres musculaires lisses situées dans le fond d'un alvéole 20 μ . Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 455.

s'anastomosent largement entre eux d'alvéole à alvéole et forment ainsi un puissant treillis élastique tout autour de la lumière centrale du canal alvéolaire. Ils émettent, enfin, des fibres plus fines dont le réseau, délicat et à mailles irrégulières, tapisse la paroi et le fond des alvéoles. Ces réseaux alvéolaires, orificiels et pariétaux, sont solidaires et se raccordent tous entre eux.

RONGEURS

Lièvre commun, *Lepus timidus* L.

Pour LINSER (90), les formations élastiques sont très abondantes dans le parenchyme pulmonaire du Lièvre et sont très régulièrement réparties autour des alvéoles. Les armatures élastiques des bronches, de la plèvre et des vaisseaux sont également très développées.

Lapin domestique, *Oryzctolagus domesticus* L.

LINSER (90) a observé que, dans le poumon du Lapin, les cloisons conjonctives interalvéolaires étaient assez épaisses et renfermaient de fines fibres élastiques.

Chez ce Rongeur, le feuillet viscéral de la plèvre comprend, d'après K.-C. SCHNEIDER (156), un endothélium, une lame limitante élastique et une mince couche conjonctivo-élastique.

Personnellement, nous avons trouvé la disposition suivante:

FIBRES MUSCULAIRES. — Les formations musculaires sont situées à l'intérieur des bords libres des cloisons septales et forment, autour de la lumière centrale des canaux alvéolaires, un plexus très discret dont chacune des mailles circonscrit l'orifice d'un ou de plusieurs alvéoles. Les travées musculaires sont grêles et se raccordent à l'appareil contractile des bronches; ce dernier, lui-même très réduit, fait contraste avec l'épaisse tunique musculaire des artères voisines.

FIBRES ÉLASTIQUES. — Les formations élastiques affectent une disposition assez régulière; elles peuvent être étudiées facilement. Les fibres élastiques sont assez fines et forment, suivant le type général, des réseaux alvéolaires d'orifice et des réseaux alvéolaires pariétaux.

Rat ordinaire, *Mus rattus* L.

BERKLEY (7) n'a pas étudié spécialement les formations contractiles du poumon du Rat, mais, à l'occasion de ses recherches sur le système nerveux de cet organe, il émet l'avis que les fibres nerveuses des cloisons interalvéolaires doivent très vraisemblablement innerver les faisceaux musculaires.

LINSER a constaté que les formations élastiques du poumon du Rat sont assez semblables à celle du poumon humain. Pour cet auteur, chez un fœtus de Rat de 17 à 19 jours, le tissu élastique du poumon est encore à l'état jeune; trois jours après la naissance, il est fortement accru, mais il n'atteint son complet développement qu'au bout de deux à trois semaines.

Souris domestique, *Mus musculus* L.

Dans le poumon de la Souris (Pl. XI, A) les cloisons inter-alvéolaires sont relativement épaisses; elles sont, de plus, le siège d'une infiltration lymphoïde diffuse assez prononcée.

Les formations musculaires, extrêmement discrètes, sont réduites à quelques cellules d'une observation souvent malaisée et semblent s'épuiser avant d'atteindre l'extrémité des canaux alvéolaires. Même autour des bronches, les fibres musculaires sont en très faible quantité.

Les fibres élastiques sont très fines et forment des réseaux très délicats autour des orifices et dans l'épaisseur des parois alvéolaires.

Rat d'eau, *Arvicola amphibius* L.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Chez le Rat d'eau, l'examen du poumon (Pl. XI, B) est rendu assez difficile par l'existence d'une forte infiltration de cellules lymphatiques, mais les formations musculaires y sont nettement plus développées que chez la Souris et même que chez le Lapin. Elles sont constituées par des travées relativement volumineuses, situées à l'intérieur des bourrelets alvéolaires assez fortement épaissis. Ces travées, branchées les unes sur les autres, se disposent en un plexus se poursuivant jusqu'au voisinage de l'extrémité des canaux alvéolaires et dont chaque maille encercle l'orifice d'un alvéole.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Elles sont particulièrement marquées au niveau des orifices alvéolaires dont les anneaux élastiques résultent de l'enchevêtrement d'un grand nombre de fibres; ces dernières, de dimensions moyennes, donnent naissance aux réseaux plus fins et plus délicats qui cheminent dans l'épaisseur des parois alvéolaires.

Castor fiber, *Castor fiber* L.

L'examen du poumon du Castor (pl. XII, A), nous a permis de faire les observations suivantes :

Les formations musculaires du parenchyme pulmonaire sont relativement faibles. Elles sont ordonnées en un plexus dont les travées assez grêles, réduites à quelques cellules, occupent le bord libre des bourrelets alvéolaires. Ces derniers sont, pour cette raison, bien moins renflés que ceux du Rat d'eau. Les cellules contractiles semblent cependant se poursuivre jusque dans la portion terminale du canal alvéolaire.

Les formations élastiques sont bien développées et font suite à l'armature élastique du système bronchique. Elles consistent en anneaux d'orifice; en certains points assez épais, dont les fibres se raccordent avec les réseaux beaucoup plus fins qui parcourent en tous sens les parois alvéolaires; les mailles de ces derniers réseaux sont elles-mêmes comblées par des plexus d'une ténuité extrême, à la limite presque de la visibilité.

Écureuil commun, *Sciurus vulgaris* L.

A. OPPEL (124) a étudié le tissu élastique du parenchyme pulmonaire de l'Écureuil. Les formations élastiques sont, pour cet auteur, particulièrement abondantes au niveau du bord libre des septa alvéolaires et se réduisent à un délicat réseau dans la paroi même des alvéoles.

Spermophile souslik, *Spermophilus citillus* L.

A. OPPEL (124) a donné de bonnes figures du dispositif élastique du poumon du *Spermophilus*, qui montrent que les faisceaux les plus importants sont situés à l'intérieur des bourrelets et forment de solides anneaux à l'orifice d'entrée des alvéoles; de ces faisceaux d'orifice se détachent des fibres plus fines, à disposition plexiforme, qui cheminent à l'intérieur des parois alvéolaires.

PINNIPÈDES

Phoque moine, *Monachus albiventer* Boddaert

Nous avons étudié, au double point de vue qui nous occupe, le parenchyme pulmonaire du Phoque moine. Nous devons les pièces, que nous avons examinées, à l'obligeance de notre Maître, M. le Professeur BOUTAN.

Ce poumon était assez fortement infiltré de tissu lymphoïde; sa charpente conjonctive, épaisse et dense, formait de volumineuses cloisons entre les lobules pulmonaires.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Les formations musculaires sont extrêmement développées au niveau des bronches d'un certain calibre, où elles se disposent en deux couches à la limite profonde du chorion, immédiatement en dedans des cerceaux cartilagineux. La couche interne, longitudinale, est relativement mince; la couche externe, transversale, est très épaisse et ses faisceaux, nettement séparés, affectent dans leur ensemble la disposition du muscle moteur intestinal.

Sur les plus petites bronches, on ne trouve plus que la couche circulaire, toujours très épaisse.

Arrivées à l'extrémité des plus fines bronchioles, ces formations musculaires s'épanouissent et se continuent tout le long des canaux alvéolaires; dans ces derniers, elles forment, à l'intérieur des bourrelets septaux, des sphincters plexiformes très puissants dont les mailles circonscrivent les orifices alvéolaires (pl. XII, B). Ces muscles sont très facilement observables, soit sur les coupes intéressant longitudinalement les canaux alvéolaires, soit sur les coupes tangentielles passant dans le plan même des orifices alvéolaires. Ils sont plus épais, lorsqu'ils sont à l'état de contraction. On peut, enfin, rencontrer quelques fibres musculaires lisses en dehors des bourrelets, à l'intérieur même des parois alvéolaires (5^{ter}).

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Les fibres élastiques sont peu abondantes dans les épaisses cloisons conjonctives périlobulaires.

De dimensions un peu inférieures à la moyenne, elles forment, dans la paroi des bronches et des bronchioles, des réseaux délicats, mais, dans leur ensemble, encore assez im-

portants. Ces derniers se poursuivent sur les canaux alvéolaires. Au niveau des bourrelets, ces réseaux se disposent en un réseau élastique assez épais dont les fibres courent entre les cellules musculaires des sphincters plexiformes. De ces fibres orificielles, qui se croisent et s'anastomosent en tous sens, mais dont les plus grosses et les plus nombreuses suivent la direction générale des cellules musculaires qu'elles accompagnent, se détachent des fibres plus fines à disposition plexiforme qui dessinent un réseau d'une extrême délicatesse à l'intérieur des parois et du fond des alvéoles. Ces dispositions sont particulièrement faciles à observer sur des canaux alvéolaires coupés longitudinalement.

CARNIVORES

Nous avons étudié les dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire chez la Loutre, le Chien et le Chat.

Loutre commune, *Lutra vulgaris* Erxl.

Aucun auteur ne s'est occupé, à notre connaissance, des dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire de la Loutre. Ils répondent à la disposition générale que nous avons trouvée chez tous les autres Mammifères.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Le dispositif musculaire consiste en faisceaux de cellules musculaires lisses, faisant suite aux muscles de Reissessen et cheminant le long des bords libres des cloisons alvéolaires, renflés à leur niveau en épais bourrelets. Ces faisceaux, entés les uns sur les autres, réalisent donc, autour de la lumière de chaque canal alvéolaire, un plexus musculaire dont chacune des mailles encadre un ou plusieurs orifices alvéolaires. Ces plexus vont en diminuant d'épaisseur et de nombre à mesure qu'ils s'éloignent de la bronche sus-acineuse. N'ayant pas fait de reconstruction, nous ne pouvons dire d'une façon certaine, jusqu'où ils se poursuivent à l'intérieur des conduits respiratoires. Nous n'avons pas rencontré de cellules musculaires lisses dans la paroi même des alvéoles.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Le dispositif élastique du parenchyme se continue avec celui des voies aérophores. Les fibres élastiques des canaux alvéolaires forment un premier plexus au niveau du bord libre des cloisons interalvéolaires où elles entourent complètement, à la manière d'un manchon, le fais-



FIG. 64

Acinus pulmonaire de Chien. — Figure schématique reconstituée d'après la description de W. S. MILLER.

ceau musculaire du bourrelet. De ce plexus partent des fibres plus fines, dont les unes pénètrent dans le faisceau musculaire et cheminent à l'intérieur des cloisons pellucides entre les cellules musculaires et dont les autres, plus grêles encore, vont former, dans la paroi même des alvéoles, un réseau relativement pauvre et très peu apparent sur nos préparations.

Chien domestique, *Canis familiaris* L.

Le poumon du Chien domestique a été étudié par KÖLLIKER (71), KUTTNER (77) et surtout MILLER (108). Il présente quelques particularités qu'il est nécessaire de connaître pour

bien comprendre la disposition de ses formations musculaires et élastiques (fig. 64). La bronche terminale s'ouvre, à partir du point où cessent les replis de sa muqueuse, dans une série d'alvéoles respiratoires bronchiques, plus petits que ceux qui bossellent un peu plus loin les canaux alvéolaires; ces alvéoles, très rapprochés les uns des autres, sont très régulièrement disposés tout le long de la portion terminale de la bronche. Cette bronche, bronche respiratoire par conséquent, débouche dans trois à six vestibules qui se renflent chacun en une petite chambre ou atrium (pl. XIII, A et B). C'est de ces renflements que partent les conduits alvéolaires, en nombre variable et toujours assez courts, dont chaque bosselure représente un alvéole. Ces notions rappelées, voici comment se comportent les tissus musculaire et élastique.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — La bronche possède une tunique musculaire assez épaisse. Cette dernière ne pénètre pas dans la paroi des alvéoles respiratoires bronchiques, mais, comme l'a montré MILLER, entoure simplement leur orifice. Cette disposition, évidente sur les bronches coupées longitudinalement, est particulièrement nette lorsque la bronche a été intéressée tangentiellement par la coupe. On voit alors les fibres musculaires s'ordonner circulairement pour former de véritables petits sphincters autour de chaque entrée d'alvéole.

Pour MILLER, les fibres musculaires s'arrêteraient à l'union de la bronchiole terminale et du vestibule, où elles formeraient une couche circulaire à l'embouchure de ce dernier. Au-dessous, au niveau du vestibule même et du passage plus étroit (sackpassage) qui mène dans les conduits alvéolaires, il n'y aurait plus trace de fibres musculaires lisses. Personnellement, nous avons trouvé, et sans aucune contestation possible, que les faisceaux musculaires, de plus en plus minces, parfois très discrets mais toujours nettement observables, se poursuivent beaucoup plus loin sur le vestibule, les atria et les canaux alvéolaires, jusqu'au voisinage même de la plèvre. Nous avons rencontré ces fibres musculaires uniquement au niveau des éperons et bourrelets intervalvéolaires où ils affectent, autour des orifices alvéolaires, la disposition en

sphincters plexiformes caractéristique. Nous n'en avons jamais observé dans la paroi même des alvéoles.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — L'armature élastique des bronches se poursuit dans la paroi des vestibules, atria, et conduits alvéolaires. Dans ces derniers, les fibres élastiques se disposent en faisceaux, ou plus exactement en réseaux circulaires, autour de l'entrée des alvéoles. De ces fibres orificielles et entées sur elles, se détachent des fibres plus fines qui se bifurquent et s'anastomosent en tous sens en formant un délicat grillage élastique dans les parois et le fond des sacs alvéolaires.

Chat commun, *Felis domestica* L

La littérature ne nous a fourni aucune donnée sur les dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire du Chat. Nous avons étudié à ce point de vue le poumon d'un chat nouveau-né et avons trouvé la même disposition générale que chez les autres Mammifères. Nous avons, cependant, observé quelques variations dues sans doute au court fonctionnement de cet organe, presque encore à l'état fœtal.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Les fibres musculaires lisses se disposent en très minces faisceaux autour des bronches et dans le tissu conjonctif des parois interalvéolaires. Dans leur ensemble, ces formations sont assez discrètes, mais très nettes, les fibres musculaires étant réparties uniformément un peu partout dans les parois des alvéoles et non pas seulement au niveau des bourrelets. Il y a tout lieu de penser, que, chez l'animal adulte dont les poumons respirent depuis longtemps, les formations musculaires sont plus développées et que, localisées à l'intérieur des bourrelets, elles affectent la disposition plexiforme habituelle.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Les fibres élastiques sont, elles aussi beaucoup moins nombreuses et beaucoup plus délicates qu'elles doivent l'être chez l'animal adulte. Elles se colorent, de même, moins intensément par les colorants ordinaires du tissu élastique. Elles comprennent une armature bronchique se raccordant plus ou moins directement avec le réseau pleu-

ral et avec celui des canaux alvéolaires. Au niveau de ces derniers, les fibres élastiques s'ordonnent circulairement autour des orifices alvéolaires, d'où elles émettent des fibres beaucoup plus grêles qui s'épanouissent en un réseau fin et délicat dans les parois et le fond des alvéoles.

INSE TIVORES

Hérisson commun, *Erinaceus europæus* L.

Comme nous l'avons déjà dit, R. MARCHAND (98) a montré que, chez le Hérisson et chez la Taupe, il existait, dans le stroma conjonctif intervalvéolaire, des perforations extrêmement nombreuses faisant communiquer les alvéoles directement entré eux. Cette disposition rappelle, dans une certaine mesure, celle du poumon des Oiseaux chez lesquels toutes les cavités respiratoires communiquent très largement entre elles.

OPPEL, qui a étudié le poumon du Hérisson commun, reproduit une de ses préparations dans laquelle il n'a figuré que les bronches entourées de leur muscle de Reissessen. Nous n'avons rien trouvé, par ailleurs, sur les tissus musculaire et élastique du parenchyme lui-même. Personnellement, nous avons observé la disposition suivante :

Tout d'abord, les bronchioles sont respiratoires et présentent des alvéoles dans leur portion tout à fait terminale ; cette dernière se renfle, à son extrémité, en un atrium d'où partent les canaux alvéolaires (Pl. XIV, A). Les alvéoles sont petits et très serrés. Bien que, d'après A. GUIEYSSE-PELLISSIER (48), les gros amas de tissu lymphoïde soient assez rares dans le poumon du Hérisson adulte, nous avons rencontré un nodule volumineux (visible à l'œil nu dans les préparations) accolé à la plèvre.

TISSU MUSCULAIRE. — Les fibre musculaires lisses forment une épaisse tunique à direction circulaire autour des bronches et des bronchioles. Cette tunique, très épaisse encore sur les bronchioles terminales, s'interrompt au niveau des alvéoles respiratoires bronchiques, dont les orifices se trouvent ainsi cernés par des anneaux musculaires très nets. La couche mus-

culaire se continue sur les atria, où elle est encore très puissante, et dans les canaux alvéolaires où les faisceaux musculaires, encerclant les orifices des alvéoles, forment de volumineux renflements au niveau des éperons. Ces bourrelets musculaires se continuent en diminuant peu à peu d'épaisseur, sinon jusqu'à l'extrémité même des canaux alvéolaires, du moins jusqu'au voisinage de leur extrémité. Nous n'avons pas observé de fibres musculaires dans la paroi même des alvéoles. En résumé, la musculature du poumon constitue, chez le Hérisson, une armature puissante se poursuivant loin sur les canaux alvéolaires où elle affecte très nettement la disposition plexiforme habituelle.

TISSU ÉLASTIQUE. — Les formations élastiques des bronches sont nombreuses et volumineuses, principalement dans le chorion muqueux au niveau des plis, où l'on observe de véritables baguettes élastiques, à direction longitudinale, tassées les unes contre les autres. De ce dispositif bronchique partent des fibres épaisses et serrées qui forment un feutrage très résistant autour des atria et sur toute la longueur des conduits alvéolaires. Au niveau de ceux-ci, les fibres élastiques se groupent en solides anneaux autour des orifices alvéolaires. De ces anneaux se détachent des fibres de grosseur inégale, les unes très fines, mais la plupart assez grosses, qui se pulvérisent en un réseau irrégulier dans la paroi et le fond des alvéoles.

Musaraigne commune, Sorex vulgaris L.

Dans le poumon de la Musaraigne commune, les alvéoles sont petits et séparés par un stroma conjonctif relativement épais. Il existe une infiltration lymphoïde diffuse suffisamment marquée pour gêner parfois l'examen. Les alvéoles communiquent entre eux.

TISSU MUSCULAIRE. — Les formations musculaires sont, dans leur ensemble, relativement discrètes. Les fibres musculaires lisses forment, autour des bronches, une couche circulaire assez mince, même sur des bronches d'un certain calibre, et réduite le plus souvent à une seule épaisseur de cellules sur

les bronchioles terminales. De là, les fibres se poursuivent sur les canaux alvéolaires où l'on retrouve, de ci de là, une ou deux cellules musculaires au niveau des éperons septaux; mais leur recherche est rendue difficile par suite de l'infiltration lymphoïde et nous n'avons pu voir avec exactitude jusqu'où elles s'étendent le long du canal alvéolaire. Ces cellules musculaires sont de plus assez courtes, et leurs noyaux, en bâtonnet peu accusé, sont parfois d'une reconnaissance malaisée.

TISSU ÉLASTIQUE. — Les formations élastiques (Pl. XIV, B) sont beaucoup plus développées que les muscles. Elles consistent en fibres de moyenne grosseur orientées circulairement autour des orifices alvéolaires et donnant naissance à un réseau plus fin, mais encore résistant, dans les cloisons alvéolaires.

CHEIROPTÈRES

A. OPPEL s'est borné à décrire le trajet des conduits aérophores intrapulmonaires chez *Vespertilio murinus* Schreb., *Plecotus auritus* L. et *Rhinolophus hipposideros* Herm.; il ne dit rien des formations musculaires et élastiques de leur parenchyme pulmonaire.

R. MARCHAND (98) a montré que, chez la Chauve-Souris il y a des perforations, dont les unes font communiquer très largement entre eux les alvéoles d'un même conduit alvéolaire et dont les autres établissent le passage entre les alvéoles contigus de canaux alvéolaires différents.

Personnellement, nous avons étudié le dispositif musculo-élastique du poumon de *Pipistrellus pipistrellus* Schreb. et de *Rhinolophus hipposideros* Herm. D'une manière générale, leur musculature est assez réduite et bien plus délicate, toute proportion gardée, que celle de la plupart des Mammifères que nous avons examinés.

Pipistrelle, *Pipistrellus pipistrellus* Schreb.

Les voies aérophores sont courtes et larges; leur paroi est très mince. Les conduits alvéolaires, allongés et bien dévelop-

pés, dorment accés dans des alvéoles très réduits. Les vaisseaux sont très larges. Le stroma conjonctif est le siège d'une infiltration lymphoïde diffuse assez légère, sauf autour des vaisseaux et des bronches où elle se condense en véritables gaines de tissu lymphoïde très minces, mais très nettes (Pl. XV. A).

FORMATIONS MUSCULAIRES. — Les fibres musculaires lisses forment une tunique circulaire autour de la bronche de bifurcation, à son entrée dans le poumon. Cette couche se poursuit tout le long de l'arbre aérophore en diminuant régulièrement d'épaisseur. Elle existe encore au niveau des dernières terminaisons bronchiques, à partir desquelles ses fibres s'épanouissent en un plexus extrêmement délicat dont les travées occupent uniquement les bourrelets alvéolaires. Dans la paroi même des alvéoles, nous n'avons pas rencontré de fibres musculaires.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Elles ne sont pas extrêmement puissantes et doivent être observées sur des coupes ayant au moins 50 microns d'épaisseur (Pl. XV, B). L'appareil élastique des bronches est délicat et beaucoup moins important que celui des vaisseaux sanguins, qui tranche nettement sur les préparations par sa structure plus dense et sa coloration plus foncée. Ce premier réseau bronchique se poursuit sur les canaux alvéolaires où les fibres prennent une direction circulaire autour de l'orifice d'entrée des alvéoles. Ces fibres orificielles sont particulièrement visibles et faciles à étudier lorsque les canaux sont intéressés tangentiellement par la coupe. Elles émettent, à leur tour, des fibres beaucoup plus fines qui forment, dans l'épaisseur des parois alvéolaires, un plexus délicat, irrégulier et très compliqué du fait de l'intercommunication des alvéoles.

Rhinolophe petit fer à cheval, *Rhinolophus hipposciurus* Herm.

Les voies aérophores sont larges et courtes, les conduits alvéolaires très allongés (Pl. XVI, A). Le stroma conjonctif interalvéolaire présente une infiltration lymphoïde diffuse

plus marquée que chez la Pipistrelle; les gaines lymphoïdes péribronchiques sont, elles aussi, beaucoup plus nettes. Les vaisseaux sanguins sont aussi larges que les voies aériennes. Certains renferment, dans leur tunique moyenne, des cellules musculaires volumineuses avec un gros noyau ovalaire peu coloré et des myofibrilles assez grosses et très nombreuses; la signification de ces cellules très particulières mériterait d'être élucidée.

FORMATIONS MUSCULAIRES. — La musculature du poumon du Rhinolophe petit fer à cheval est dans son ensemble encore plus discrète que celle de la Pipistrelle. La tunique musculaire des bronches est toujours très mince et en partie masquée par la gaine lymphoïde; elle décroît rapidement le long de l'arbre aérophore. Au niveau des bronchioles terminales, cette tunique est extrêmement réduite et se résout, dans les canaux alvéolaires, en travées très délicates et très grêles, dont les fibres, le plus souvent isolées cheminent dans l'épaisseur des bourrelets septaux. Il est difficile de préciser la longueur sur laquelle elles s'étendent le long du canal alvéolaire.

FORMATIONS ÉLASTIQUES. — Le dispositif élastique (Pl. XVI, B) est en tout semblable à celui que nous avons observé chez la Pipistrelle.

HOMME

Ayant pris au début de ce chapitre le poumon de l'Homme comme type de description de cet organe chez les Mammifères, nous ne reviendrons, ni sur sa topographie générale, ni sur sa structure intime et nous aborderons de suite l'étude des formations musculaires et élastiques qui nous intéressent plus particulièrement. Nous avons examiné comparativement le poumon de l'adulte, de l'enfant et du fœtus à terme.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — *Homme adulte.* — La question de la musculature des canaux alvéolaires du poumon humain vient d'être reprise tout dernièrement par F. VANDENDORPE (185) et la description donnée par cet auteur peut être considérée comme définitive. Il a employé deux méthodes con-

vergentes : *a*) examen de coupes épaisses au microscope bino-
culaire; *b*) examen de coupes séries avec reconstitution
plastique d'après la méthode de Born. Il s'est adressé au pou-
mon parfaitement sain d'un supplicié de 26 ans, fixé en même
temps que dilaté par injection d'alcool à 90° et immersion
consécutive de deux heures dans ce même liquide. Les frag-
ments, colorés en masse au carmin boracique, puis inclus
dans la paraffine, ont été coupés à 20 microns d'épaisseur. Les



FIG. 65

Poumon humain, supplicié. — Bronche et canal alvéolaire. — Coupe ayant
servi de base au modèle reconstitué par VANDENDORPE (Pl. XVII, A.).
Les faisceaux musculaires sont figurés en pointillé. D'après F. VAN-
DENDORPE.

résultats ont été vérifiés sur les poumons de trois autres sup-
pliciés sains eux aussi et âgés de 22 à 38 ans. Pour ces derniers
poumons, F. VANDENDORPE a choisi d'autres fixateurs : for-
mol, alcool à 95°, liquide de Müller et il a employé, en la mo-
difiant, la coloration de Heidenhain à l'azo-carmin bleu d'ani-
line, donnée par BALTISBERGER (5). Il a examiné, enfin, des ca-
naux alvéolaires situés profondément en plein parenchyme
(fig. 65) et des canaux superficiels, placés au voisinage immé-
diat de la plèvre (fig. 66).

Dans ces poumons, quels que soient les points observés et
la méthode mise en usage, les résultats furent les mêmes.
Chez l'Homme adulte, les canaux alvéolaires possèdent une

musculature importante qui, morphologiquement du moins, est la continuation de la tunique musculaire de la bronchiole.

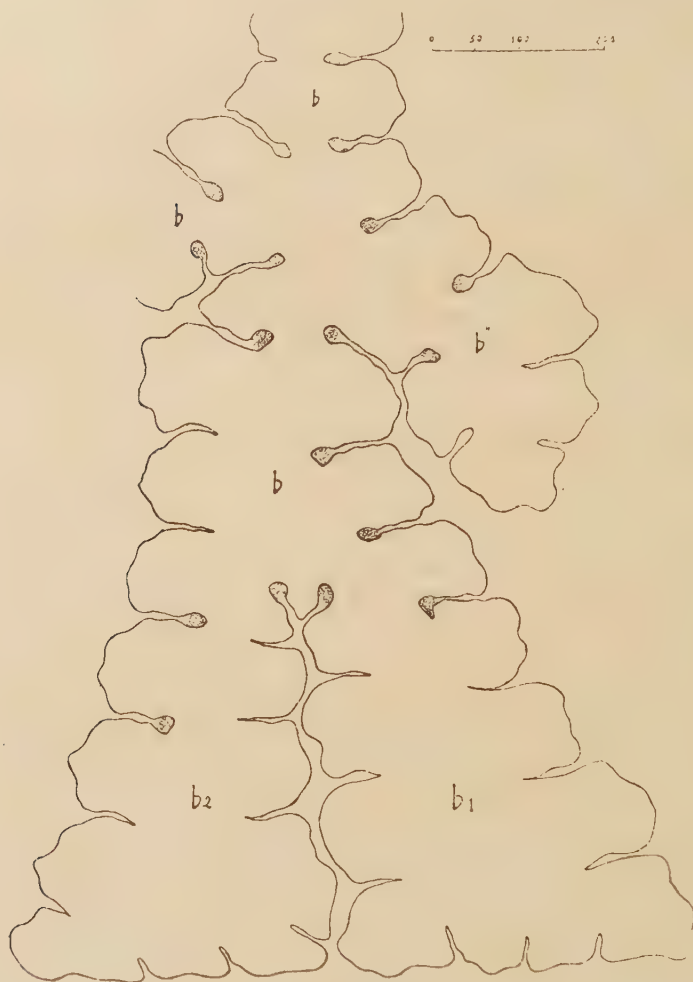


FIG. 66

Poumon humain, supplicié. — Canal alvéolaire sous-pleural. Les faisceaux musculaires sont figurés en pointillé. D'après F. VANDENDORPE.

Cette armature contractile est constituée par des faisceaux de fibres musculaires lisses, qui cheminent uniquement dans les bourrelets marginaux des septa interalvéolaires. Affectant dans leur ensemble une disposition plexiforme, ces faisceaux

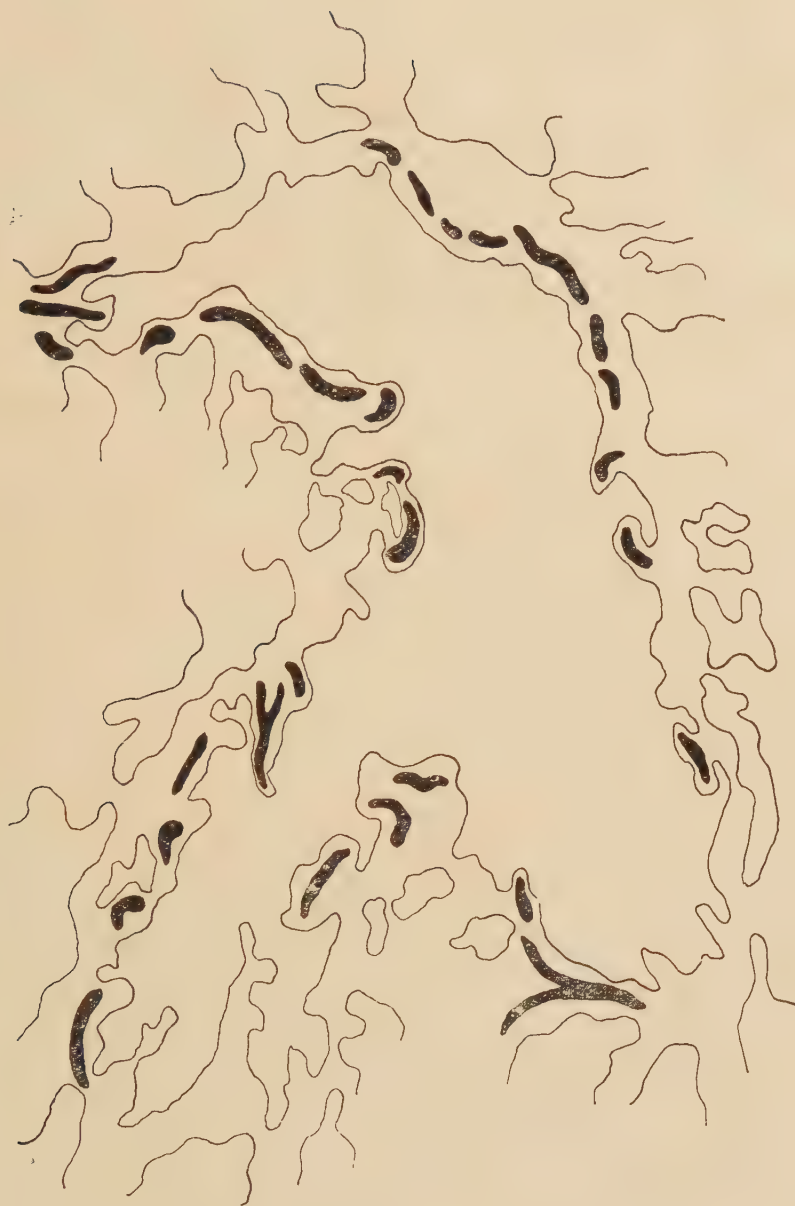


FIG. 67

Poumon humain, supplicié. — Canaux alvéolaires et muscles plexiformes, en coupe longitudinale. Les faisceaux musculaires sont marqués en noir. D'après G. DUBREUIL.

forment des mailles au travers desquelles débouchent les canaux alvéolaires secondaires et les alvéoles isolés ou groupés. Cette musculature va en diminuant à mesure qu'elle s'éloigne de la bronchiole terminale. F. VANDENDORPE estime que ces faisceaux musculaires comprennent une trentaine de fibres au début du canal alvéolaire, quatre à cinq seulement en allant vers l'extrémité du plexus. Ce dernier cesse complètement bien avant la terminaison du canal, au niveau de laquelle on ne trouve plus aucune fibre musculaire.

La décroissance de la musculature ne porte pas seulement sur les éléments constitutifs des faisceaux, elle intéresse encore le réseau lui-même. VANDENDORPE a observé, en effet, que ce dernier était beaucoup plus serré dans la première portion des canaux alvéolaires, où l'orifice d'entrée de chaque alvéole est encerclé par un faisceau musculaire, que dans leur partie moyenne où les travées entourent le plus souvent des groupes de deux ou trois alvéoles.

Les canaux alvéolaires secondaires sont tous munis, à leur émergence dans le canal principal, d'un sphincter, lequel d'ailleurs est souvent incomplet. De se sphincter se détachent quelques faisceaux musculaires plus grêles qui, après avoir encadré quelques gros groupes alvéolaires, s'épuisent plus ou moins rapidement. Ils s'arrêtent toujours bien avant l'extrémité du diverticule.

Le réseau musculaire propre de chaque canal alvéolaire, pris en particulier, est indépendant; il n'échange jamais aucune anastomose avec la musculature des vaisseaux, ni des canaux alvéolaires voisins.

F. VANDENDORPE n'a jamais observé de fibres musculaires dans le septum alvéolaire, ni dans la paroi alvéolaire.

Telles sont, brièvement résumées, les constatations et les conclusions de cet important travail bien illustré par des dessins de coupes microscopiques (fig. 65 et 66) et par des reproductions photographiques du modèle obtenu par la reconstitution plastique (pl. XVII, A). Elles concordent avec les observations de G. DUBREUIL (fig. 37).

Nous avons étudié personnellement l'armature contractile des canaux alvéolaires de l'Homme chez un supplicié de

32 ans. Nous avons examiné des coupes en série de 20 microns d'épaisseur, après fixation par injection de formol à 5 % dans le poumon et coloration à l'hématéine-éosine lente suivant la technique recommandée par G. DUBREUIL. Nous avons

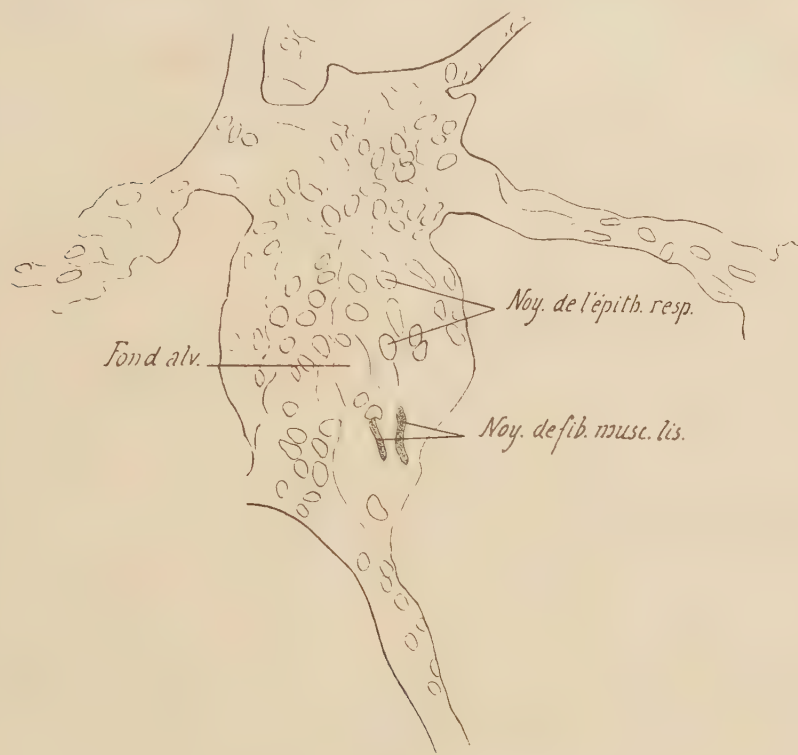


FIG. 68

Poumon humain, supplicié. — Fibres musculaires lisses dans la paroi d'un alvéole. Coupe de 20 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-éosine. Dessin en projection à la chambre claire, LEMARDELEY, Obj. 7, Oc. 2. Réduit d'un quart environ.

retrouvé la disposition en sphincters lisses plexiformes précédemment décrite. Les faisceaux musculaires forment des épaissements au niveau des bords libres des cloisons inter-alvéolaires, encerclant ainsi les orifices des canaux secondaires et des alvéoles (pl. XVIII, A). Ils sont composés, dans les plus gros bourrelets, de 20 à 30 fibres environ; ils diminuent ensuite progressivement. N'ayant pas fait de reconstitution plastique, nous ne pouvons dire jusqu'où ils se prolongent à

l'intérieur du canal alvéolaire; ils nous ont paru toutefois se poursuivre assez loin, sans cependant atteindre l'extrémité. Ces observations concordent avec celles de VANDENDORPE.

Contrairement à l'affirmation de cet auteur et de la plupart des histologistes, nous avons rencontré des fibres musculaires



FIG. 69

Poumon humain, supplicié. — Fibres musculaires lisses dans le fond d'un alvéole. Coupe de 20 μ d'épaisseur, Formol. Hématéine-éosine. Dessin en projection à la chambre claire, LEMARDILEY, Obj. 7, Oc. 2. Réduit d'un tiers et demi environ.

lisses dans les parois et même dans le fond des alvéoles (fig. 68 et 69). Elles sont toujours très rares, le plus-souvent isolées ou par petits groupes de deux ou de trois, mais les noyaux sont en général très nets et le doute ne peut exister (5^{ter}). Pour écarter le plus possible toute cause d'erreur, nous avons cherché à colorer électivement les fibres musculaires par la méthode de Favre (1).

(1) Après mordantage des pièces pendant une semaine dans l'alcool nitrique à 8 %, ces dernières sont lavées à l'alcool, puis incluses et débitées en coupes minces. Les coupes sont fortement colorées à l'hématéine, puis à l'éosine aqueuse à 0 gr. 50 % ; elles sont enfin différenciées dans une solution de bicarbonate de soude à 3 %.

Nous n'avons guère obtenu par cette méthode de résultats bien meilleurs qu'avec notre technique habituelle à l'hématéine-éosine lente, peut-être parce que nos pièces avaient été fixées au formol et non au Bouin ou au Zenker suivant la recommandation de l'auteur, peut-être encore parce que les fibres musculaires, isolées, extrêmement aplaties et plus ou moins fortement étirées dans les parois alvéolaires distendues sont de ce fait moins favorables à la coloration quelle qu'elle soit. Il nous a semblé, en effet, que l'électivité de ce procédé s'exerce plus particulièrement sur des faisceaux musculaires d'une certaine importance. Quoi qu'il en soit, les noyaux que nous avons observés, en forme de bâtonnets régulièrement allongés, d'apparence parfois chiffonnée, aux extrémités non effilées mais arrondies, ne peuvent être confondus, ni avec les noyaux de l'endothélium des capillaires, ni avec ceux des cellules conjonctives du stroma. Contrairement à l'opinion d'EBERTH, nous pensons, avec OGAWA, VANDENDORPE et bien d'autres, que la forme si particulière des noyaux des fibres musculaires lisses est encore le meilleur critérium que nous possédions actuellement pour différencier ces éléments. Les noyaux en bâtonnet que nous avons rencontrés dans les parois alvéolaires appartiennent donc bien à des fibres musculaires lisses; ce sont eux que MOLESCHOTT avaient autrefois signalés et qu'a retrouvé récemment, bien que très rarement, OGAWA. Nous en avons dessiné plusieurs, pris au hasard de nos observations, en projection à la chambre claire.

Enfant. — Sur un poumon d'enfant de un mois, fixé à l'alcool à 80° et coloré à l'hématéine-éosine, nous avons fait les constatations suivantes. Les alvéoles, bien développés, sont un peu plus petits que chez l'adulte. La lobulation est nettement apparente. Les formations musculaires affectent la disposition habituelle en sphincters plexiformes dont les boucles encadrent les orifices alvéolaires. Les travées de ce réseau sont un peu plus grêles, mais plus serrées que chez l'adulte; les bourrelets des cloisons septales sont, de ce fait, moins volumineux. Cet appareil musculaire se prolonge incontestablement assez loin le long des canaux alvéolaires, car nous avons trouvé des fibres et des faisceaux musculaires jusque

dans les cloisons interalvéolaires les plus superficielles, au voisinage même de la plèvre.

Ce qui frappe surtout et ce qui donne un caractère particulier à ce poumon, c'est que la présence de fibres musculaires lisses dans la paroi et le fond des alvéoles n'est plus une rareté. On en rencontre en assez grand nombre, non plus à l'état isolé, mais groupées en trainées et même, parfois, en minces fascicules traversant en écharpe les sacs alvéolaires.

Nous avons observé une disposition en tous points semblables sur un poumon d'enfant d'un an. Les fibres musculaires sont encore plus nombreuses dans les cloisons et le fond des alvéoles où elles peuvent former de véritables petits faisceaux. La microphotographie (pl. XVIII, B) permet de se rendre compte de cette disposition et de constater l'authenticité des noyaux musculaires qu'il est difficile de confondre avec autre chose.

L'existence de fibres musculaires lisses dans les parois alvéolaires du poumon de l'enfant avait été vue, il y a longtemps déjà, par GERLACH qui, après examen du poumon d'un enfant de deux ans, avait confirmé les observations de MOLESCHOTT. Leur abondance chez l'enfant, par rapport à leur pauvreté chez l'adulte, n'est pas non plus un fait nouveau. COLBERG avait signalé, en effet, l'existence de fibres musculaires dans les parois alvéolaires, mais seulement chez les jeunes; aussi estimait-il qu'elles disparaissaient progressivement avec l'âge, à mesure que se développait le réseau élastique.

Fœtus. — Nous avons étudié enfin le dispositif musculaire d'un poumon de fœtus à terme n'ayant pas respiré. Les fibres musculaires lisses forment déjà autour des bronches une tunique bien individualisée. Dans le parenchyme, les fibres musculaires sont, de même, assez nombreuses, mais elles ne présentent aucune localisation précise comme chez l'adulte et sont disséminées sans ordre dans toute l'épaisseur du stroma. Leur observation est rendue malaisée par suite de la densité du parenchyme et du tassement de ses éléments et il est difficile de leur reconnaître une ordonnance quelconque par rapport aux futurs canaux alvéolaires. Pour la même raison, nous n'avons pu constater s'il y avait continuité, à ce mo-

ment du développement, entre les éléments musculaires du stroma et la musculature des bronches. Il n'aurait cependant pas été sans intérêt pour nous de préciser ce dernier point, car la plupart des auteurs admettent que le réseau musculaire péri-alvéolaire représente la terminaison du muscle bronchique. VANDENDORPE, au contraire, et nous inclinons à penser comme lui, après avoir tout d'abord admis l'origine bronchique de la musculature du stroma, estime qu'il n'en est rien et que les fibres musculaires lisses naissent sur place, là où elles sont utiles. Ce seraient les besoins locaux qui commanderaient l'importance de la musculature. Cela expliquerait, selon lui, pourquoi les segments contractiles sont toujours plus développés à l'origine des canaux, même secondaires, ainsi qu'au niveau des sinuosités ou rétrécissements qu'ils peuvent présenter; des renforcements en ces divers points étant nécessaires au meilleur fonctionnement de la ventilation pulmonaire.

En résumé, le dispositif musculaire des canaux alvéolaires affecte, chez l'Homme, la même disposition plexiforme que celle que nous avons observée chez tous les Mammifères. La disposition générale du plexus autour de la lumière de chaque canal alvéolaire et l'orientation particulière de chacune de ses mailles autour des orifices alvéolaires sont manifestement en rapport avec la forme, la disposition, l'orientation et le fonctionnement même des cavités respiratoires. On s'en rend facilement compte en suivant la destinée des éléments contractiles du poumon à des stades différents de son évolution. Nous avons vu, en effet, que, chez le fœtus humain à terme, qui n'a pas encore respiré, les fibres musculaires sont disséminées, un peu partout, et sans ordre apparent, dans le parenchyme pulmonaire. A ce moment du développement, les alvéoles définitifs se présentent, vus en coupe, sous forme de petites chambres s'ouvrant dans une cavité commune; ils sont tapissés par un épithélium continu, prismatique bas. Les capillaires, situés immédiatement au-dessous de cet épithélium, sont très réduits et renferment très peu de sang (J. RENAUT) (143). Ce n'est qu'après la naissance, au moment des premières inspirations, lorsque les alvéoles se déplissent sous l'action de l'air aspiré, que l'épithélium s'aplatit, tant du fait de la pression

exercée par l'air intra-alvéolaire que de l'augmentation de volume des capillaires qui se gorgent de sang (F.-E. SCHULZE (159), JALAN DE LA CROIX (60). Parallèlement, les parois alvéolaires, distendues, diminuent d'épaisseur et s'étalent, ce qui entraîne une disposition et une orientation nouvelles de leurs éléments. C'est ainsi, en particulier, que les fibres musculaires, primitivement disséminées sans ordre bien net dans l'épaisseur des cloisons interalvéolaires, sont reportées peu à peu vers le bord libre des cloisons septales qui se renfle en un bourrelet plus ou moins épais. Cependant, toutes les cellules musculaires ne subissent pas simultanément ce mouvement. C'est ainsi que peut s'expliquer la présence, chez le tout jeune enfant, de cellules musculaires, en nombre relativement important, dans les parois alvéolaires, tandis que les faisceaux musculaires des bourrelets sont encore assez grêles. Chez l'adulte, par contre, les muscles plexiformes des bourrelets ont pris leur complet développement, alors que, dans les parois elles-mêmes, les cellules musculaires ont, pour ainsi dire disparu. Cependant, même dans ce dernier cas, ainsi que nous l'avons déjà dit, on peut encore rencontrer, çà et là, quelques fibres erratiques dans les parois et même dans le fond des alvéoles (5 *ter*).

Cette évolution donne, à notre avis, l'explication des constatations discordantes qui ont été faites au sujet des fibres musculaires des parois alvéolaires.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — *Homme adulte*. — Le dispositif que nous avons observé répond, en tous points, à la description de LAGUESSE (81) et VANDENDORPE (185). Les fibres élastiques (pl. XIX, A et B) sont surtout abondantes au niveau du bord libre des bourrelets, où elles se disposent parallèlement à ce bord en formant en général plusieurs couches. Ce sont les fibres d'orifice de Grancher qui peuvent, soit rester réduites à un mince réseau marginal, soit constituer une véritable voûte à toute la surface libre du bourrelet. A la base même du bourrelet, c'est-à-dire à son point d'union avec la cloison septale, on ne trouve plus aucune fibre élastique. Les fibres de ce réseau sont reliées entre elles par de fines fibres transversales en forme d'arceau (VANDENDORPE). De ce premier réseau,

qui forme comme une sorte de failage élastique au-dessus des faisceaux musculaires, se détachent des fibres élastiques extrêmement grêles qui cheminent, en s'anastomosant largement entre elles, dans l'épaisseur des minces cloisons pellucides, entre les fibres musculaires lisses par conséquent. Telle est, en définitive, la disposition de l'appareil élastique du bourrelet septal. De ce dernier et s'insérant sur ses plus grosses fibres par des divisions en Y, en patte d'oie, partent des fibres un peu plus fines qui constituent, dans les parois et le fond des alvéoles, un réseau à mailles larges et irrégulières; enfin, à l'intérieur de ces mailles, un examen plus attentif permet de déceler, sur des points convenablement colorés et différenciés, un réseau beaucoup plus délicat de fibres extrêmement ténues. C'est à l'ensemble de ces derniers réseaux que Grancher avait donné le nom de fibres du sac.

Nous avons déjà relaté les constatations de LAGUESSE et VANDENDORPE (85) en ce qui concerne le stroma conjonctif servant de support au dispositif musculo-élastique. Sur des coupes traitées par la méthode de Bielchowsky, ils ont observé l'existence de fibres conjonctives d'orifice d'où partent de fines fibres précollagènes, dont les unes concourent à la formation des cloisons pellucides des bourrelets musculaires et dont les autres constituent la trame conjonctive du sac alvéolaire.

Si l'on étudie les rapports réciproques des différents tissus à l'intérieur des bourrelets septaux interalvéolaires, on trouve, en allant de dedans en dehors, autrement dit du bord libre du bourrelet vers sa base : premièrement, le réseau des fibres élastiques d'orifice situé immédiatement au-dessous de l'épithélium; ensuite le faisceau musculaire du sphincter alvéolaire; enfin, autour de ce faisceau et plus profondément, à l'union du bourrelet et du septum, les fibres conjonctives orificielles (LAGUESSE et VANDENDORPE). Pour VANDENDORPE, les tissus élastique et musculaire seraient en raison inverse l'un de l'autre, le réseau élastique augmentant à mesure que le muscle diminue.

Comme chez tous les Mammifères, le réseau élastique des canaux alvéolaires fait suite à l'armature élastique des bron-

ches; à la périphérie de l'organe, elles se raccordent, de même, aux formations élastiques du feuillet viscéral de la plèvre.

Enfant. — Chez l'enfant, l'appareil élastique du parenchyme pulmonaire présente la même disposition que chez l'adulte, quoique beaucoup moins développé.

Fœtus. — Chez le fœtus à terme, le tissu élastique, assez marqué au niveau des grosses bronches, est extrêmement réduit autour des petites bronches ainsi qu'à l'intérieur du parenchyme pulmonaire.

III. Morphologie comparative et Histophysiologie des dispositifs musculaire et élastique du poumon des Mammifères

MORPHOLOGIE. — Chez les Mammifères, à la fixité très grande de l'architecture générale du poumon répond, dans le détail des formations musculaires et élastiques, une uniformité beaucoup plus grande encore que dans les autres classes de Vertébrés.

APPAREIL MUSCULAIRE. — D'une manière très générale, quel que soit l'ordre des Mammifères envisagé, les formations musculaires des canaux alvéolaires forment une sorte de grillage dont les travées siègent à l'intérieur des bourrelets marginaux des cloisons septales interalvéolaires et dont les mailles enserrant, à la manière de véritables petits sphincters, les orifices des canaux alvéolaires, de leurs canaux secondaires et des alvéoles. Ce plexus peut être très puissant, comme chez le Bœuf, le Cheval, ou bien extrêmement réduit comme chez la Musaraigne commune, tous les intermédiaires entre ces deux extrêmes pouvant être rencontrés. La trame peut en être plus ou moins serrée. De même, les travées musculaires peuvent être plus ou moins volumineuses et se poursuivre plus ou moins loin le long du canal alvéolaire. Enfin, on peut encore observer quelques cellules musculaires lisses, isolées ou non, dans les parois et le fond des alvéoles, mais elles sont inconstantes et toujours extrêmement rares, aussi n'en tien-

drons-nous pas compte, lorsque nous étudierons le rôle physiologique des sphincters lisses plexiformes du poumon des Mammifères.

APPAREIL ÉLASTIQUE. — Les formations élastiques affectent, elles aussi, une disposition constante chez tous les Mammifères. On peut les ramener, schématiquement, à des réseaux fasciculés de fibres élastiques entourant circulairement les orifices d'entrée des canaux alvéolaires, de leurs canaux secondaires et des alvéoles, d'où se détachent des fibres plus grêles formant un délicat réseau dans la paroi même des alvéoles pulmonaires. Tous ces réseaux, orificiels et pariétaux, sont étroitement solidaires et n'en forment en réalité qu'un seul. Ils se raccordent, enfin, aux formations élastiques des bronches et de la plèvre.

HISTOPHYSIOLOGIE. Il n'existe pas, à notre connaissance, de données expérimentales précises sur le rôle et le mode d'action des sphincters lisses plexiformes des conduits alvéolaires. Les considérations suivantes, qui concernent les mouvements propres de ces muscles, les conditions et les conséquences immédiates de ces mouvements et la part qui leur revient dans la morphologie générale de la respiration, sont donc en grande partie hypothétiques, car elles ne reposent que sur des bases purement morphologiques. Sous ces réserves, elles nous paraissent cependant utiles, car elles nous semblent de nature à éclairer la signification fonctionnelle de ces appareils contractiles et elles pourront peut-être servir de point de départ à des investigations physiologiques précises et concluantes.

APPAREIL MUSCULAIRE. — En premier lieu, il est évident que, en dehors de tout état de contraction et du fait même de leur tonus musculaire agissant sur l'appareil conjonctivo-élastique des bourrelets orificiels des alvéoles, les sphincters lisses plexiformes interviennent dans le maintien du calibre des conduits alvéolaires et des alvéoles eux-mêmes.

En second lieu, un fait notable a été bien mis en évidence par G. DUBREUIL (27); c'est l'importance des muscles des ca-

naux alvéolaires, non seulement du fait de leur développement, mais encore par suite de leur nombre. « Si l'on admet 50 à 100 bronchioles terminales dans chaque lobule (LAGUESSE et D'HARDIVILLER), on peut admettre au moins 4 ou 5 canaux alvéolaires ou ramifications secondaires, munis chacun d'un muscle plexiforme. C'est donc, pour chaque lobule pulmonaire, 250 à 500 muscles plexiformes capables de se contracter ensemble. On peut admettre à coup sûr que la musculature du parenchyme pulmonaire (muscles plexiformes des canaux) est plus importante dans son ensemble que celle des bronches et bronchioles (muscles de Reissessen). » Il nous paraît donc permis de penser que, lorsque l'on fait passer un courant électrique dans un poumon, directement comme dans les expériences de WEDEMAYER, C. WILLIAMS (191), P. BERT ou par l'intermédiaire du pneumogastrique suivant la technique de Longet (91-92), la contraction ne porte pas seulement sur les muscles des bronches, ainsi que le croyaient ces auteurs, mais encore et surtout sur les sphincters plexiformes des canaux alvéolaires.

En traitant des poumons de Bœuf et de Cheval par injection dans la trachée de liquide fixateur, à action peu brutale mais suffisamment énergique, G. DUBREUIL (28) a réussi à fixer ces muscles plexiformes en état plus ou moins grand de contraction. Dans ces conditions, les effets sont différents suivant que la contraction est légère ou forte. Dans le premier cas, les sphincters, dont l'ensemble constitue le muscle plexiforme, revenant sur eux-mêmes, la lumière centrale du canal alvéolaire, l'orifice des canaux secondaires, l'entrée des alvéoles diminuent dans toutes leurs dimensions, en même temps que s'allongent légèrement les canaux alvéolaires. Il en résulte une réduction de la capacité aérienne du canal et de ses ramifications (pl. X, A). Si, poursuivant son action, le muscle se contracte fortement, la lumière du conduit alvéolaire s'efface complètement. Les bourrelets alvéolaires, grossis par le gonflement des fibres musculaires, arrivent au contact et forment ainsi une sorte de nœud musculaire autour duquel les alvéoles, distendus encore mais ne communiquant plus avec le canal, sont orientés radiairement (fig. 57 et 58). Ce muscle

peut donc entraîner, suivant qu'il est contracté ou plus ou moins relâché, des variations importantes du débit aérien au niveau des canaux alvéolaires et des alvéoles. Aussi bien, G. DUBREUIL pense-t-il qu'il s'agit là d'un mode de régulation de la ventilation pulmonaire, mode de régulation beaucoup plus sensible et efficace que celui que l'on a admis jusqu'ici pour les bronches.

VANDENDORPE exprime une idée sensiblement conforme à l'opinion de DUBREUIL, en disant que le muscle plexiforme possède encore une autre propriété qui est de distribuer l'air dans les différentes branches du canal alvéolaire. Il établit cette hypothèse sur la présence des renforcements de la musculature au niveau du pédicule, aux carrefours et aux changements de direction de ces conduits. Il pense que le vague doit être son nerf moteur et se demande si le sympathique n'a pas à son égard une action inhibitrice. Il est évident que le pneumogastrique ne peut être étranger au jeu de ces formations musculaires, ainsi qu'en témoigne l'expérience de LONGET, faisant passer un courant électrique dans ce nerf et provoquant ainsi un retrait global du poumon. Il se peut, d'ailleurs, que certaines portions limitées du parenchyme pulmonaire puissent réagir localement, sous l'action d'une cause accidentelle (pénétration de liquide, inhalation de gaz toxique, traumatisme, inflammation, etc.) par la contraction directe des sphincters plexiformes du territoire intéressé. Ainsi s'expliquerait que l'on puisse trouver sur une même coupe, du fait de l'action irrégulière et inégale du fixateur, des canaux complètement rétractés et obturés, d'autres moyennement dilatés et d'autres encore tout à fait béants. Il s'agit donc, en définitive, d'un rôle de régulation de la ventilation pulmonaire, ou, ce qui revient au même, de distribution de l'air dans les divers territoires de l'arbre respiratoire; ce rôle s'exerçant essentiellement par la production des variations de calibre des orifices des alvéoles.

Mais, en plus de cette action, il est facile de concevoir que la contraction de ces muscles a d'autres conséquences non moins importantes. Sous l'influence de la contraction qui réduit le diamètre des orifices alvéolaires, l'appareil élastique

des bourrelets alvéolaires est déformé dans le même sens. Cette action déformante se transmettant de proche en proche au puissant réseau élastique du sac alvéolaire, ce dernier tend à revenir sur lui-même, ce qui peut entraîner, dans une certaine mesure, une augmentation de pression dans l'alvéole préalablement obturé par la contraction de son sphincter. La conséquence de cette surpression momentanée est de permettre une meilleure utilisation de l'air alvéolaire. On sait, en effet, que les expériences de HALDANE (49) ont montré que, pour de faibles variations de pression, on obtient des augmentations très importantes de l'oxygène dans le plasma sanguin.

En admettant que de telles actions ne s'exercent pas dans les conditions normales et habituelles de la respiration, il est permis de se demander si des excitations violentes, telles que celles que l'on observe au cours de l'asphyxie, ne sont pas capables de mettre en jeu cet appareil musculaire en vue d'une utilisation plus complète de l'air inspiré.

Il n'est pas impossible non plus que, comme nous nous le sommes déjà demandé pour les Amphibiens et les Reptiles, les plexus musculaires lisses soient encore, en dehors de tout état de contracture, le siège de mouvements rythmiques, entraînant un brassage constant de l'air ainsi que des modifications continues de la pression intrapulmonaire. C'est ainsi que BRAUS, cité par VANDENDORPE, relate que « si l'on insuffle artificiellement un poumon collabé dans un thorax ouvert, on le voit se contracter rythmiquement ». Il est difficile de dire si ces contractions sont identiques aux oscillations rythmiques du tonus, décrites par BAYLISS et STARLING au niveau du muscle moteur intestinal. Cela mériterait de nouvelles recherches qui, relevant du domaine de la physiologie, ne peuvent entrer dans les limites que nous nous sommes tracées.

Il n'est pas sans intérêt non plus de voir comment la musculature intrinsèque du poumon doit se comporter à l'occasion de certains états pathologiques dans le développement desquels les éléments contractiles semblent prendre, a priori du moins, une part particulièrement active : l'asthme et l'emphysème.

L'emphysème est caractérisé par la dilatation permanente des

alvéoles avec effacement et atrophie plus ou moins grande des cloisons alvéolaires. Les lésions commencent au niveau des culs de sac terminaux et gagnent ensuite les canaux alvéolaires eux-mêmes. On admet classiquement, avec MARFAN (99), que la distension des alvéoles résulte de la destruction de leurs fibres élastiques. Ces dernières sont, en effet, amincies, déchirées et peuvent même manquer totalement. Mais le processus destructeur porte-t-il uniquement sur la substance élastique ? VANDENDORPE a constaté que, dans les canaux ainsi dilatés, les éperons interalvéolaires ne renfermaient de fibres musculaires lisses que dans la portion tout à fait initiale de ces conduits et encore qu'elles y étaient beaucoup moins nombreuses qu'à l'état normal. Il se demande donc si c'est l'insuffisance de la musculature qui provoque l'emphysème ou si c'est ce dernier qui entraîne l'atrophie musculaire. En ce qui nous concerne, nous admettrions plus volontiers la seconde hypothèse, mais, en réalité, il est difficile de se prononcer. D'ailleurs, les lésions ne se bornent pas aux seuls dispositifs musculaire et élastique, elles portent encore sur le stroma conjonctif, l'épithélium pulmonaire, les vaisseaux et les nerfs. On peut avancer, néanmoins, que cette déficience de la musculature ne peut être indifférente et qu'elle doit jouer elle aussi son rôle, à partir d'un certain moment du moins, dans la pathogénie de l'emphysème pulmonaire.

Les choses se passeraient d'une façon toute différente dans l'asthme. F. VANDENDORPE pense, et nous sommes de son avis, que, dans, cette maladie, la contracture ne se limite pas aux muscles de Reissessen, mais qu'elle se poursuit sur les sphincters lisses plexiformes qui les prolongent. Mais pourquoi la dyspnée est-elle alors uniquement expiratoire ? Peut-être, suppose VANDENDORPE, parce que, pendant l'inspiration, les fibres élastiques en s'étirant s'opposent, dans une certaine mesure, à la contraction musculaire, tandis que cette dernière ne se trouve gênée en rien pendant l'expiration.

APPAREIL ÉLASTIQUE. — Nous n'envisagerons pas ici le rôle général de l'appareil élastique du poumon considéré dans son ensemble, mais nous sommes naturellement conduit, du fait même des connections des sphincters lisses plexiformes avec

l'appareil élastique des alvéoles, à examiner les conséquences fonctionnelles probables de cette liaison morphologique. La contraction des muscles des canaux alvéolaires agit, comme nous l'avons vu, en rétrécissant ou même en obturant, dans certains cas, les orifices alvéolaires; mais cette action s'exerce sur une paroi dont nous avons montré la richesse en formations élastiques; il s'ensuit donc que l'effet du muscle s'exercera par l'intermédiaire de ces formations élastiques, ce qui a pour conséquence non douteuse de rendre la contraction plus efficace.

Nous avons déjà insisté à plusieurs reprises sur le fait que les réseaux élastiques du sac alvéolaire sont en continuité de substance avec les cordes élastiques cernant les orifices alvéolaires. Il en résulte que l'action déformante de la contraction des sphincters plexiformes s'exercera, non seulement sur les formations élastiques des orifices alvéolaires, mais encore sur les réseaux élastiques des parois des sacs alvéolaires eux-mêmes; nous nous sommes expliqué plus haut sur les conséquences physiologiques de ce mécanisme, qui a pour effet de tendre à réduire le volume de l'air alvéolaire et d'augmenter sa pression lorsqu'une contraction suffisante du sphincter a fermé l'orifice alvéolaire.

On comprend, enfin, que les altérations de la substance élastique, entraînant une diminution de l'élasticité pulmonaire, agissent défavorablement dans le jeu normal de la respiration; c'est ce qui se produit chez le vieillard et dans l'emphysème.

CHAPITRE V

VUE D'ENSEMBLE ET CONCLUSIONS

Arrivé au terme de cette longue étude analytique, il nous paraît maintenant possible de donner une vue d'ensemble des dispositions morphologiques affectées dans la Série par les formations musculaires et élastiques du poumon et d'en tirer quelques données histophysiologiques qui semblent logiquement en découler.

I. Morphologie générale des dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire des Vertébrés

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — On trouve chez tous les Vertébrés pulmonés un appareil musculaire spécialement annexé aux cavités respiratoires. Il est constitué par du tissu musculaire lisse ou à contraction lente, dans lequel les éléments contractiles, véritables fibres-cellules, sont représentés par des cellules allongées, fusiformes, à extrémités très effilées. Dans aucun cas, nous n'avons rencontré personnellement de cellules rameuses. Les dimensions de ces fibres musculaires lisses varient suivant leur état dynamique et aussi suivant les espèces envisagées; d'une manière générale, courtes et renflées quand elles sont contractées, elles apparaissent très étirées et amincies dans les poumons fortement distendus. Chacune d'elles possède dans sa partie moyenne un noyau unique et en forme de bâtonnet régulièrement allongé, arrondi à chacune de ses extrémités, ayant une apparence chiffonnée dans les

cellules surprises en état de contraction. Cet aspect du noyau est un élément tout à fait caractéristique de la morphologie des fibres musculaires lisses.

Parfois isolées, ces cellules sont le plus souvent groupées en faisceaux qui peuvent être assez volumineux. Leurs relations avec le tissu conjonctif sont conformes à ce que l'on sait de l'organisation des muscles lisses en général : elles sont réunies et séparées tout à la fois par des gaines collagènes ou manchons pellucides qui, en continuité de substance avec le tissu conjonctif général du poumon, représentent le support sur lequel elles prennent appui pour se contracter.

Cet appareil musculaire est constant, c'est là son premier caractère morphologique. Il est aussi d'une très grande fixité quant à sa situation, sa disposition et ses connexions, ce deuxième caractère étant manifestement en rapport avec l'homogénéité qui préside au plan général d'organisation et au fonctionnement de l'appareil pulmonaire envisagé dans la Série.

L'appareil pulmonaire, considéré dans sa portion respiratoire, peut toujours être ramené, soit à un sac unique, simple et non plissé, soit à un ensemble de petites cavités elles-mêmes simples ou composées. Dans le premier cas, le plus rarement réalisé, les cellules musculaires lisses, orientées circulairement autour de la chambre respiratoire, forment une couche extrêmement mince, mais régulière et presque continue dans toute l'étendue de la paroi. Dans le deuxième cas, qui est pour ainsi dire la règle, les fibres musculaires sont groupées en deux systèmes : un système orificiel dont les éléments, disposés circulairement autour des orifices des cavités respiratoires, prennent dans l'ensemble une disposition plexiforme caractéristique; un système pariétal dont les éléments occupent les parois de ces mêmes cavités. D'une façon générale, l'importance de ces formations musculaires décroît à mesure que l'on s'éloigne du point de pénétration de l'air dans les divers systèmes de cavités respiratoires. C'est ainsi que dans les canaux alvéolaires des Mammifères, les culs de sac terminaux sont presque complètement dépourvus d'éléments contractiles.

Il faut noter des variations intéressantes dans l'importance respective des systèmes musculaires orificiels et pariétaux. Chez les Amphibiens et les Reptiles, quel que soit le type morphologique du poumon considéré, les deux systèmes sont toujours très développés, le premier étant cependant nettement prédominant. Chez les Mammifères, on observe, en même temps que la persistance d'un appareil orificiel bien développé, une déchéance très accusée du système pariétal, réduit à quelques fibres isolées ou même, le plus souvent, complètement absent. Il semble, d'ailleurs, que cette dernière disposition soit secondaire, l'étude de l'évolution du poumon humain nous ayant montré que, chez le tout jeune enfant, il existe encore un système pariétal assez bien développé, vestige évident de la disposition fœtale primitive. Tout se passe donc comme si l'exercice prolongé de la respiration avait pour effet, en distendant peu à peu les alvéoles, de dissocier les fibres pariétales et même souvent de les raréfier au point de les faire disparaître presque complètement, en apparence tout au moins.

L'importance de cet appareil musculaire intrinsèque du poumon, envisagé dans son ensemble, quoique toujours beaucoup plus grande qu'on le suppose habituellement, décroît à mesure que l'on s'élève dans la Série.

Il semble donc qu'il y ait là comme une sorte de balancement entre la musculature intrinsèque du poumon et les agents extrinsèques de la mécanique respiratoire, celle-là se réduisant à mesure que ceux-ci se perfectionnent.

DISPOSITIF ÉLASTIQUE. — Les parois des cavités respiratoires des Vertébrés sont très abondamment pourvues de formations élastiques. Celles-ci réalisent des conditions mécaniques dont il y a lieu de tenir le plus grand compte pour l'interprétation de la mécanique respiratoire en général et pour la compréhension du jeu des muscles annexés aux cavités respiratoires. Ces formations élastiques sont représentées par des fibres disposées en réseaux continus, raccordés eux-mêmes au réseau élastique général de l'appareil pleuro-pulmonaire,

La disposition et la répartition de ces formations élastiques sont conditionnées par la forme, le nombre et les rapports réciproques des cavités respiratoires dont elles font partie. C'est ainsi qu'il faut distinguer le cas du poumon unialvéolaire et celui des poumons plus compliqués. Dans le premier cas, le dispositif élastique comprend un réseau dont les fibres, à direction majeure circulaire, sont disposées régulièrement et d'une façon continue dans toute l'étendue de la paroi. Dans le deuxième cas, les formations élastiques sont ordonnées en deux systèmes : un système orificiel dont les éléments sont orientés circulairement autour des orifices des cavités respiratoires et un système pariétal contenu dans la paroi de ces mêmes cavités. Ces deux réseaux sont en continuité de substance, les fibres pariétales se détachant des fibres orificielles perpendiculairement à la manière des cordages qui relient le ballon à la nacelle (LAGUESSE). Les différents réseaux pariétaux sont solidarisés par des fibres communes à plusieurs alvéoles.

De ces deux systèmes, le plus important est de beaucoup le réseau orificiel représenté par des fibres très volumineuses et même parfois par de véritables rubans élastiques.

Chez les Vertébrés inférieurs, cette prédominance est encore plus marquée et réalise, au niveau des bourrelets alvéolaires, une structure assez particulière, différente de celle que l'on observe chez les Mammifères. Tandis que, chez ces derniers, le réseau des fibres élastiques orificielles, situées immédiatement au-dessous de l'épithélium, forme une sorte de voûte au faisceau musculaire sous-jacent, ces mêmes formations se disposent, chez les Amphibiens et les Reptiles, tout autour du faisceau musculaire du bourrelet, à la manière d'un manchon véritable, d'où se détachent des fibres intrafasciculaires qui, relativement épaisses, viennent renforcer les manchons pellucides des fibres musculaires. Cette disposition en manchon ou panier élastique est d'ailleurs fréquente autour des groupes de fibres musculaires lisses.

Mais, ce qui caractérise, en définitive, les dispositifs élastiques en question, c'est leur fixité remarquable dans toute la série des Vertébrés, fixité plus grande encore que celle des

formations musculaires et qui est manifestement en rapport avec l'importance primordiale de l'élasticité dans la physiologie de l'appareil respiratoire.

II. Histophysiologie générale des dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire des Vertébrés

Trois tissus contribuent à former la charpente des cavités respiratoires : un stroma conjonctif, un réseau élastique, un appareil musculaire lisse.

STROMA CONJONCTIF. — Le stroma conjonctif ne semble jouer, en ce qui concerne la mécanique de la respiration, qu'un rôle tout à fait secondaire; c'est un tissu extrêmement délicat et plastique qui subit toutes les déformations actives ou passives suscitées par le jeu combiné des appareils musculaire et élastique. C'est à son intérieur que prennent place ces deux formations ainsi que les capillaires de l'hématose et c'est à sa surface que s'étalent les éléments de l'épithélium respiratoire.

RÉSEAU ÉLASTIQUE. — L'élasticité est la propriété fondamentale du poumon, elle est indispensable aux mouvements des cavités respiratoires. La constance, l'importance, la fixité de l'appareil élastique sont en rapport avec cette propriété essentielle. Le rôle des formations élastiques doit être envisagé à l'état statique et à l'état dynamique.

Tout d'abord, il ne faut pas perdre de vue que l'appareil élastique des cavités respiratoires est en continuité, de proche en proche, avec les autres formations élastiques du poumon annexées notamment aux organes vasculaires et aux voies aérophores. Il s'ensuit premièrement que les formations élastiques, orificielles et pariétales, confèrent aux cavités respiratoires une certaine rigidité et les maintiennent dans leur forme générale. Il en résulte, en second lieu, que les cavités respiratoires conservent leurs rapports réciproques avec celles qui les entourent immédiatement, ainsi qu'avec les autres formations de l'appareil pleuro-pulmonaire.

A l'état dynamique, le jeu de ces dispositifs élastiques est

plus complexe. Il doit être envisagé par rapport aux facteurs extrinsèques et intrinsèques de la respiration.

L'inspiration peut résulter de l'action des muscles inspireurs, comme chez les Mammifères; elle peut être une sorte de déglutition de l'air chez certains Vertébrés inférieurs. Dans un cas comme dans l'autre, c'est un mécanisme actif, qui a pour effet d'amener dans les cavités respiratoires une certaine quantité d'air. Sous l'influence de cette irruption gazeuse, les cavités respiratoires, à parois élastiques, se dilatent passivement; cette dilatation est favorisée naturellement par l'existence et le jeu de muscles inspireurs et, le cas échéant, par l'action du vide pleural. L'arrivée de l'air cessant par suite de l'arrêt spontané ou volontaire de l'inspiration, les causes de déformation des parois élastiques des alvéoles cessent aussi et celles-ci reviennent sur elles-mêmes en chassant l'air inspiré.

L'expiration apparaît donc comme un acte passif, qui ne dépend que du jeu de l'élasticité pulmonaire; ce n'est que dans l'expiration forcée qu'interviennent secondairement des causes adjuvantes, notamment l'action des muscles expirateurs agissant sur les différents diamètres de la cavité thoracique pour la rétrécir.

Mais, à côté de ce rôle passif, il y a lieu d'envisager un rôle semi-actif, si l'on peut dire, de l'appareil élastique du poumon ou, plus exactement, un rôle conditionné par l'action de facteurs intrinsèques. On comprend, en effet, que, lorsque les muscles annexés aux cavités respiratoires se contractent, leur action, quelle qu'elle soit, entraînera des modifications du côté de l'appareil élastique lui-même, du fait même de l'étroite solidarité morphologique et fonctionnelle qui relie entre eux ces deux tissus. Ceci nous amène à envisager le rôle du dispositif musculaire.

DISPOSITIF MUSCULAIRE. — Tous les muscles possèdent deux actions : l'une permanente, action tonique; l'autre passagère, action de contraction proprement dite.

Les effets de la tonicité des muscles intrinsèques du poumon sont difficiles à apprécier; on peut cependant les tenir pour faibles, mais à action permanente.

L'action de la contraction proprement dite est plus aisée à comprendre. Etant donnée la disposition générale de cet appareil par rapport aux cavités respiratoires, plusieurs cas doivent être envisagés :

ou bien, il y a seulement un système orificiel commandant l'entrée de ces cavités, c'est le cas des Mammifères;

ou bien, il existe encore un système orificiel fortement prépondérant, mais avec, en plus, un dispositif musculaire pariétal non négligeable, c'est le cas des Reptiles et des Amphibiens à poumons acineux et multialvéolaires (Anoures, Salamandres);

ou bien encore, à l'appareil orificiel s'ajoute une nappe musculaire diffuse et puissante dans toute l'étendue du sac respiratoire (Tritons).

Ces variations, qui ne modifient nullement la signification morphologique générale des muscles intrinsèques du poumon, ne réalisent pas des conditions physiologiques aussi différentes qu'on pourrait le supposer.

On conçoit, en effet, que dans le cas d'un simple appareil orificiel (Mammifères), la contraction musculaire aura pour effet d'entraîner des variations dans le diamètre de cet orifice, mais que, de plus, elle aura pour conséquence d'agir indirectement sur l'armature élastique pariétale, en raison même des rapports que présente celle-ci avec le cerceau élastique d'orifice.

Des effets analogues seront réalisés dans les deux autres cas, mais alors l'action sur la paroi, au lieu d'être simplement médiate et indirecte, s'exercera d'une façon immédiate grâce à l'intervention directe des fibres musculaires pariétales.

Chercher quel peut être le rôle de ces muscles, déterminer les causes qui provoquent leur mise en jeu, définir les conséquences de leur contraction sur la respiration tout entière, sont du domaine de l'analyse physiologique. Cependant, les données morphologiques que l'on possède, jointes à ce que l'on sait de la mécanique de la respiration en général, permettent d'émettre un certain nombre d'hypothèses.

Comme l'ont admis tous les auteurs qui les ont étudiés, notamment G. DUBREUIL et VANDENDORPE, ces appareils mus-

culaires ont un rôle de régulation. Disposés en plexus enserrant dans chacune de leurs mailles, comme dans autant de petits sphincters, les orifices des cavités respiratoires, ils agissent directement sur ces orifices. Leur contraction diminuera évidemment le diamètre de ces derniers; portée à son maximum, elle pourra même étrangler complètement les voies d'accès de l'air dans ces cavités, réalisant ainsi un blocage plus ou moins ab-solu dans telle ou telle portion de l'appareil respiratoire (G. DUBREUIL). Par ses alternatives de contraction et de relâchement, un tel dispositif peut donc régler l'arrivée et le débit de l'air à l'intérieur des cavités respiratoires. On trouverait ainsi, le long de la voie aérienne des Mammifères deux appareils de régulation de la circulation de l'air : l'un annexé aux voies acrophores proprement dites; l'autre, d'une action plus précise et plus limitée, en relation avec les cavités respiratoires elles-mêmes.

Il est difficile de dire si les muscles intrinsèques du poumon sont actifs dans la respiration normale ou s'ils n'interviennent que dans des circonstances exceptionnelles. On conçoit que, seules, des recherches expérimentales pourraient répondre à ces questions et on en imagine aisément toutes les difficultés de réalisation.

Cette action régulatrice existe certainement chez tous les Vertébrés pulmonés que nous avons étudiés; il est possible et même probable que c'est la seule qu'il faille attribuer aux sphincters plexiformes des conduits alvéolaires des Mammifères.

Mais il n'est pas sûr que ce rôle soit partout aussi simple. Le développement et la puissance de ces muscles, comme nous l'avons déjà signalé, paraissent bien augmenter d'importance à mesure que l'on considère des êtres plus bas situés dans la série des Vertébrés pulmonés et il y a un balancement assez net entre la puissance de la musculature intrinsèque du poumon et le développement des muscles respiratoires extrinsèques et du squelette thoracique.

Il est donc légitime de conclure que l'action de muscles alvéolaires, comprenant un système de fibres orificielles et un système de fibres pariétales également développés, ne sera pas,

absolument semblable à celle d'un dispositif contractile où, seul, le premier système se trouve représenté; il y a lieu de tenir compte du rôle propre et direct de ces fibres pariétales sur les parois alvéolaires. Toutes choses égales, on peut dire que ces alvéoles possèdent des moyens actifs de rétraction qui manquent chez les Mammifères.

Quelle peut en être la conséquence ? On peut l'imaginer d'abord comme jouant un rôle expirateur. Tout se passerait alors comme si, au moins dans l'expiration forcée, ces muscles, entrant en contraction, suppléaient au rôle des muscles expirateurs absents ou déficients.

On peut vraisemblablement aussi attribuer un autre rôle à ces muscles, au moins chez certaines espèces. Il s'agit, en effet, le plus souvent, d'animaux à respiration lente, irrégulière, quelquefois même d'animaux devant rester sous l'eau assez longtemps ou bien encore appelés à vivre au ralenti, pour ainsi dire, pendant la longue période de l'hibernation. Dans l'un ou l'autre de ces cas, il y a indication pour eux à utiliser au maximum l'air inspiré. On peut dès lors penser que la contraction de ces muscles intrinsèques, la glotte étant fermée ou plus ou moins rétrécie, aura pour effet d'augmenter la pression de l'air ou encore, grâce à des contractions rythmiques opportunes, d'en activer le brassage à l'intérieur même des alvéoles. Or, ce sont là, comme on le sait, des conditions favorables à une meilleure absorption de l'oxygène.

Dès lors, envisagés dans leur ensemble et dans la série des Vertébrés, ces dispositifs apparaissent en dernière analyse et quel que soit leur mode d'action, comme des appareils adaptés en vue de l'utilisation la plus économique de l'air alvéolaire.

ERRATA

Page 17 : note (1), avant-dernière ligne, lire « étudiées par le nom français ».

Page 23 : 35^e ligne, lire « la bronche sus-lobulaire devient la *bronchiote intralobulaire* ».

Page 29 : 26^e ligne, au lieu de « où » lire « ou ».

Page 32 : 36^e ligne, au lieu de comparables à des becs », lire comparables à des trous ».

Planches et dessins gravés par les ÉTABLISSEMENTS GILLOT, succursale de
Bordeaux, 5, rue Thiac.

BIBLIOGRAPHIE

1. — ADRIANI, A. — *De subtiliori pulmonum structura*. Dissert. anatomica inaug. Trajecti ad Rhenum, 1847 (d'après MOLESCHOTT, KÖLLIKER et HENLE).
2. — AEBY, Ch. — *Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Nebst Bemerkungen über den Bronchialbaum der Vögel und Reptilien*, 98 p. 8°. Mit 6 lithographischen, 4 Lichtdrucktafeln und 9 Holzschnitten, Leipzig, 1880.
3. — AFANASSIEFF. — *Virch. Arch.*, Bd. XLIV, p. 56, 1868.
4. — ARNOLD, J. — *Zur Histologie der Lunge*. *Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol.*, Bd. 28, p. 433-473. Mit. 2 Taf., 1863.
5. — BALTISBERGER. — *Ueber die glatte Muskulatur des menschlichen Lunge*, *Zeitschrift f. Anat. v. Entwicklungsgeschichte*, Bd. 61, 1921.
- 5 bis. — BAYLISS, William MADDOCK et STARLING, E. H. — *The Movements and Innervation of the Small Intestine*, *J. of Physiol.* 24, 99-143, 1899. — BAYLISS, William MADDOCK. — *Principles of General Physiology*, 2^e éd., Longmans, Green, and co. London, 1918, p. 366-369.
- 5 ter. — BAUDRIMONT, A. — *Existence de fibres musculaires lisses dans la paroi des alvéoles pulmonaires de l'Homme et des Mammifères. Signification morphologique et fonctionnelle*. — *C. R. de la Soc. de Biologie, réunion de Bordeaux*, 13 mars 1929, T. C., p. 1.132.
6. — BERDAL, H. — *Nouveaux éléments d'histologie normale*, 4^e éd., Paris, Maloine, 1894.
7. — BERKLEY, H.-J. — *The intrinsic pulmonary nerves in Mammalia*. *The Johns Hopkins Hosp. Rep.*, Vol. 4, n° 4-5, p. 72-78, avec 1 planche, 1895.
8. — BERT, P. — *Sur les affinités de la classe des Oiseaux avec celle des Reptiles vrais*. *C. R. de la Société de Biologie*, 1865, p. 120.
9. — BERT, P. — *Leçons sur la physiologie comparée de la respirations*, 1870
10. — BEYLOT, E.-M. et BAUDRIMONT, A. — *Cahier de Travaux pratiques d'Histologie*, Paris, Vigot, 2^e éd., 1926, p. 164.
11. — BIOT. — *Mém. sur l'air contenu dans la vessie natatoire des Poissons*. *Mém. de la Société d'Arcueil*, 1807, t. 1, p. 252.
12. — BÖHM, A.-A. et DAVIDOFF M. v. — *Lehrbuch der Histologie des Menschen, einschliesslich der mikroskopischen Technik.*, 3. Aufl., XIV und 417 p., 278 fig., Wiesbaden, 1903.

13. — BOURGERY. — *Traité complet de l'anatomie de l'Homme*, t. IV, p. 57 et suiv., pl. 7, fig. 6.
14. — BRACHET, A. — *Traité d'Embryologie des Vertébrés*, Paris, Masson, 1921.
15. — BRANCA, A. — *Précis d'Histologie*, 4^e édit., Paris, Baillière, 1914.
16. — BRÜCKE, E. — *Vorlesungen über Physiologie*, Bd. 1, 3. Aufl., Wien, 1881.
17. — CHARBONNEL-SALLE, L. — *Recherches anatomiques et physiologiques sur le mécanisme de la respiration chez les Chéloniens*. Annales des Sciences naturelles, Zool., Série 6, T. XV, Article 6, 1 pl., 1883.
18. — CHARCOT. — *Leçons sur l'anatomie pathologique du poulmon*. Progrès médical, 1877.
19. — COLBERG, A. — *Observationes de penitiore pulmonum structura et physiologica et pathologica*. Halis, 1863.
20. — COLBERG. — *Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der Lungen*. Deutsch. Arch. f. Klin. Medizin, Bd. 2, p. 453-487, Pl. 6-7, 1866.
21. — COLIN, G. — *Traité de Physiologie comparée des Animaux*, t. II, Paris, Baillière, 1873.
22. — COUTIÈRE, H. — *Histophysiologie du Poulmon*. Biologie médicale, Vol. XVI, n^o 3, mars 1926, p. 98.
23. — CRAMER, Hermann. — *De penitiore pulmonum hominis structura*. Inaug. Dissert., 32 p., Berlin, 1847.
24. — CUVIER, G. — *Recherches anatomiques sur les Reptiles regardés encore comme douteux*, 1806.
25. — CUVIER, G. — *Leçons d'Anatomie comparée, rédigées et publiées par Duvernoy*, 2^e édit., 1840, t. VII, note de Duvernoy, p. 144.
26. — DONDERS. — *Physiologie des Menschen*; deutsch von F.-W. Theile. Bd. 1, 1856, II Aufl., Leipzig, 1859.
27. — DUBREUIL, G. et LAMARQUE, P. — *Sphincters lisses plexiformes des canaux alvéolaires et des acini du poulmon des Mammifères. Morphologie, Structure*. C. R. de la Société de Biologie. Réunion biologique de Bordeaux, 2 déc. 1919, T. LXXXII, p. 1375.
28. — DUBREUIL, G. — *Actions des sphincters lisses plexiformes des canaux alvéolaires du Poulmon des Mammifères*. C. R. de l'Association des Anatomistes, Turin, 6-8 avril 1925, p. 189.
29. — DUBREUIL, G. — *Artériotes pulmonaires à sphincters multiples et leurs gaines séreuses lymphatiques dans le Poulmon du Bœuf*. C. R. de l'Association des Anatomistes, Liège, 29-31 mars 1926, p. 194.
30. — DUGES. — Cité dans Colin, G. (21), p. 291.
31. — DUMÉRIL et BIBRON. — *Herpétologie générale*, t. VIII, p. 162.
32. — DUVERNOY. — *Anatomie comparée de Cuvier*, 2^e édit. (25), dans MILNE EDWARDS (109).
33. — EBERTH, C.-J. — *Ueber den feineren Bau der Lunge*. Zeitsch. f. wissenschaftl. Zoologie v. Siebold u. Koelliker, Bd. XII, H. 4, p. 427-454, Taf. 44 und 45, 1863.
34. — EBNER, V. v. — *Köllickers Handbuch der Gewebelehre des Menschen*, 6 Aufl., Bd. 3, 1. Hälfte : Verdauungs- und Geschmacksorgane, etc., Leipzig, 1899.

35. — EGOROW, Vladimir. — *Ueber die Nerven der Lungen*. Zentralbl. f. d. méd. Wissenschaften, n° 18, p. 305-307, 1879. (Vorläufige Mitteilung.).
36. — ELENZ, Emil. — *Ueber das Lungenepithel*. Würzburger naturwissensch. Zeitschr., Bd. 5, p. 66-83, Taf. 2, 1864 (auch Inaug. Diss.).
37. — ELLENBERGER, W. und GÜNTHER, G. — *Grundriss der vergleichenden Histologie der Haussäugetiere*. 2. Aufl. 345 p. 414 Textabb. Berlin (P. Parey), 1901.
38. — FORT, J.-A. — *Traité élémentaire d'Histologie*, Paris, Delahaye, 1873.
39. — FREY, H. — *Traité d'Histologie et d'Histochimie*. Trad. de l'Allemand sur la 5e édit. par Dr Paul Spillmann. Paris, 1877.
40. — GARROD, A.-H. — *Note on the Mechanism of Respiration as well of the Retraction of the Head and Limbs in certain Chelonia*. Proc. of the Zool. Soc. of London, p. 649-650, 1879.
41. — GAUPP, E. — *A. Eckers und R. Wiedersheims Anatomie des Frosches. Auf Grund eigener Untersuchungen durchaus neu bearbeitet*. 3 Abt., 1 Hälfte. Lehre von den Eingeweiden (D. Organa respiratoria, p. 164-205), 438 p., mit 95 Abb. Braunschweig, 1901.
42. — GEGENBAUR, G. — *Traité d'Anatomie humaine*, 3e édit. all. traduite par C. JULIN, Paris, 1889.
43. — GERLACH, J. — *Handbuch der allgemeinen und speziellen Gewebelehre*, 1. Aufl., 1849.
44. — GÖTTE. — Zool. Anz., XXI, 1904.
45. — GRANCHER. — *Leçons sur les maladies de l'appareil respiratoire*, 1890.
46. — GREIL. — Anat. Anz., XXVI, 1905; Semon's Zool. Forschungsreise, 1913.
47. — GRYNFELTI, E. — *Le muscle dilatateur de la pupille chez les Mammifères*. Th. de la Fac. de Méd. de Montpellier, 1899, p. 44 et 45.
48. — GUIEYSSÉ-PELLISSIER, A. — *L'organe lymphoïde du poumon*. Arch. d'Anat. micros., T. XXIII, Fasc. 3, nov. 1927.
49. — HALDANE. — Cité dans E. LAMBLING, *Précis de Biochimie*, Paris, Masson, 1911, p. 263.
50. — HANSEMAN. — *Ueber die Poren der normalen Lungenalveolen*, Sitzungsab. d. preuss. Akad. d. Wissens, 1895, n° 43-44, p. 999.
51. — HARLAN. — *Observ. on the Genus Salamandra* (Ann. of the Lyceum of Nat. Hist. of New-York, 1824, t. I, p. 228) et Méd. and Phys. Researches, p. 169.
52. — HARO. — *Mémoire sur la respiration des Grenouilles, etc.*, Ann. des Sc. nat., 1842, 2e série, vol. XVIII.
53. — HENLE J. — *Handbuch der Anatomie des Menschen*. Bd. 2; Eingeweidelehre, 2 Aufl. Braunschweig (Vieweg et S.), 1873.
54. — HERHOLD. — *Sur la manière de respirer des Grenouilles*, Bull. de la Soc. Philomatique, An VII, t. II, p. 42.
55. — HESSLING, Th. v. — *Gründzüge der allgemeinen und speziellen Gewebelehre des Menschen*. Leipzig, 1866.
56. — HIRSCHMANN, H. — *Zur Lehre über den feineren Bau des Lungenparenchyms bei Säugetieren*. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., Bd. 36, p. 335-341, Taf. 9. Mit einem Nachtrag von N. Chrzoniszewsky, 1866.

57. — HOCHSTETTER. — Anat. Anz., 1888; Morph. Jahrb., XXVII, 1899; XXIX, 1900; Den K. sch. d. Math. Naturwiss. Kl. Kaiserl. Acad. Wissensch. Wien, 1908.
58. — HOFFMANN, Th. — *Die Lungen. Lymphgefäße der Rana temporaria*. Inaugural Dissertation, Dorpat, 1875, 1 Taf., 54 p.
59. — HUNTER. — *Philos. Trans.*, 1781.
60. — JALAN DE LA CROIX. — *Zur Entwicklung des Lungenepithels b. menschlichen Fetus*, etc. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd XXII, 1883.
61. — JAULMES. — *La cellule pulmonaire*, thèse de médecine, Lyon, 1924. — *A propos du revêtement des alvéoles pulmonaires*. C. R. de l'Association des Anatomistes, Liège, XXI, p. 487, 1926.
62. — JUILLET, A. — Arch. Zool. expériment., V. 9, p. 207-371, 1912.
63. — JULLIEN. — *Sur la respiration des Psammodromus*. C. R. de l'Acad. des Sc., 1873, t. LXXVI, p. 583. — *Annals and Magaz. Nat. Hist.*, 1878, sér. IV, t. XI.
64. — KATSCHENKO. — Arch. Anat. u. Phys. Anat. Abt., 1887.
65. — KLEIN, E. — *Gründzüge der Histologie*. Deutsch von A. Kollmann, 3 Aufl., XVI, 410 p., 194 Abb., Leipzig (F. Haberland), 1875.
66. — KÖPKE, K. — *Ueber den Mechanismus der Expectoration*. Inaug. Diss., 36 p., Greifswald, 1899.
67. — KÖLLIKER, A. — *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. I, p. 61.
68. — KÖLLIKER, A. — *Gewebelehre*, 3 Aufl., p. 91.
69. — KÖLLIKER, A. — *Mikroskopische Anatomie oder Gewebelehre des Menschen*. Bd. 2 : *Spezielle Gewebelehre*, 1 Hälfte, Leipzig, 1850; 2 Hälfte, 1. Abteilung : *Von den Verdauungs- und Respirationsorganen*, Leipzig, 1852; 2 Abteilung, Leipzig, 1854.
70. — KÖLLIKER, A. — *Handbuch der Gewebelehre des Menschen*. 5. Aufl., 749 p., 524 Abb., Leipzig, 1867. — *Eléments d'Histologie humaine*, 2^e édit. française par Marc Sée. Paris, Masson, 1868.
71. — KÖLLIKER, A. — *Zur Kenntnis des Baues der Lunge des Menschen*. Verh. d. physik.-med. Ges. zu Würzburg, N. F., Bd. 16, p. 1-24, 4 Taf., 1881.
72. — KÖNICSTEIN, H. — *Die Funktion der Muskulatur in der Amphibienlunge*, Pflüger's Archiv. für die gesamte Physiologie, Bd. 95, avril 1903, p. 616.
73. — KÖNICSTEIN, H. — *Zur Morphologie und Physiologie des Gefäßsystems am Respirationstrakt*. Anatomische Hefte, Bd. 22, 1902, p. 355.
74. — KÖSTLIN, O. — *Zur normalen und pathologischen Anatomie der Lunge* : 1. *Die Endigungen der Bronchien*. Griesingers Arch. f. physiologie Heilkunde, 7. Jahrg., p. 286-294. Mit 1 Taf., Stuttgart, 1848. — 2. *Fötaler Zustand, Kongestion und Atelektasie der Lungen*. Ebenda, 8. Jahrg., p. 139-165. Mit 1 Taf., 1849.
75. — KRAUSE, W. — *Allgemeine und mikroskopische Anatomie*. (Erster Band von : *Handbuch der menschlichen Anatomie*) Hannover, 1876.
76. — KÜTTNER. — *Beitrag zu den Kreislaufverhältnissen der Froschlunge*. Virchow's Archiv., t. LXI, p. 21-43, 1874.
77. — KÜTTNER. — *Studien über das Lungenepithel*. Virchow's Archiv, Bd. 66, p. 12-26, 2 Taf., 1876.
78. — LACOSTE, A. et BAUDRIMONT, A. — *Sur quelques particularités histologiques du poumon du Dauphin et leur adaptation fonctionnelle*

- à la plongée. Bull. de la Station biologique d'Arcachon, t. 23, 56 p., 20 fig., 1926.
79. — LACOSTE, A. et BAUDRIMONT, A. — *Structure et adaptations fonctionnelles des Bronches intra-pulmonaires du Dauphin*, C. R. de l'Association des Anatomistes, Liège, 1926, p. 302.
80. — LAGUESSE, E. — *Trois leçons sur la structure du poumon*. Echo Médical du Nord, 25 août 1901, p. 389 et suiv.; 22 sept. 1901, p. 437 et suiv.; 3 novemb. 1901, p. 509 et suiv.
80. — LAGUESSE, E. — *Sur la structure des septa et des bourrelets septaux alvéolaires dans le poumon de l'Homme*. C. R. de l'Assoc. des Anatomistes, Rennes, 1912, p. 142-144.
82. — LAGUESSE, E. et d'HARDIVILLER. — *Sur la topographie du lobule pulmonaire de l'Homme*. Bibliographie anatomique, 1898, p. 125.
83. — LAGUESSE, E. et d'HARDIVILLER — C. R. de l'Association des Anatomistes, 1899. — Congrès français de médecine interne, 1899. — Congrès international, 1900.
84. — LAGUESSE, E. et MARCHAND, R. — Soc. de Biologie, 4 février 1911.
85. — LAGUESSE, E. et VANDENDORPE, F. — *Les fibres précollagènes réticulées dans les parois alvéolaires du poumon humain*. Société de Biologie, réunion de Lille du 5 juillet 1926, t. 95, p. 513.
86. — LEUCKART. — In Leydig, F. : *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere*. Frankfurt a. M., 1857, p. 376.
87. — LEYDIG, F. — *Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische an Reptilien*. Berlin, G. Renner, (VI, 120 p.), Mit 4 Kpftaf., 1853.
- 87 bis. — LEYDIG, F. — *Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir*, Zeitschr. für Wissensch. Zool., 1854, t. v., p. 64.
88. — LEYDIG, F. — *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere*, 551 p., Frankfurt a. M., 1857.
89. — LEYDIG, F. — *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier*. 262 p., 12 Taf., Tübingen, 1872. Cité par Oppel et par Osawa. *Beiträge zur Lehre von den Einnägeweiden der Hatteria punctata*. Arch. für mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1897 Bd. XLIX, p. 113.
90. — LINSER, Paul. — *Ueber den Bau und Entwicklung des elastischen Gewebes in der Lunge* Anatomische Hefte, H. 42/43 (Bd. 13, H. 2/3), p. 207-325. Wiesbaden, 1900.
91. — LONGET, F. A. — *Recherches expérimentales sur la nature des mouvements intrinsèques du poumon*, etc. C. R. de l'Acad. des Sc. de Paris, 1842, t. XV, p. 500.
92. — LONGET, F. A. — *Traité de Physiologie*, 3^e édit. Paris, Baillière, 1873, t. I.
- 92 bis. — MACKLIN, C.-C. — *The Musculature of the Bronchi and Lungs*. Physiological Reviews, Edit. f. the American Physiological Society. Vol. IX, n^o 1, p. 47, Baltimore, janv. 1929.
93. — MAKUSCHOK. — Anat. Anz. XXXIX, 1911; XLII, 1912; XLIV, 1913; XLVI, 1914.
94. — MALL, F. — *Das retikulierte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillern*. Mit 1 Taf. Abhandlungen der Mathematisch-physischen Klasse der Kgl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 17, p. 299-338. Leipzig, 1891.

95. — MALL, F. — *Reticulated tissue, and its relation to the connective tissue fibrils*. From the Johns Hopkins Hospital Reports, Vol. 1. Baltimore. 1896.
96. — MALPIGHI. — *Opera posthuma*, 1697, p. 8.
97. — MANDL, Louis. — *Anatomie microscopique*. T. 1 : *Histologie*. Paris, 1838-47; t. 2 : *Histogénèse*, Paris, J.-B. Baillière, 1848-57.
98. — MARCHAND. — Thèse médicale, Lille, 1912.
99. — MARFAN. — Emphysème. *Traité de Médecine de Bouchard et Bristaud*, t. VI, p. 4.
100. — MARSHALL HALL. — *A critical and experimental Essay on the Circulation of the Blood*, 1831, pl. C et 7.
101. — MAYER. — *Beiträge zur Anatomie des Delphins* (Treviranus, Zeitschr. für Physiol., t. V., p. 119).
102. — MECKEL. — *Ueber das Respirationssystem der Reptilien*. Deutsches Archiv. für die Physiologie, 1818, Bd. IV.
103. — MECKEL. — *Traité général d'Anatomie comparée*. Trad. française, t. X, 1838, p. 299 et 303.
104. — MELNIKOW-RASWEDENKOW, N. — *Histologische Untersuchungen über das elastische Gewebe in normalen und in pathologisch veränderten Organen*. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. u. allg. Pathol., Bd. 26, p. 589-590, 1899.
105. — MERKEL, Fr. — *Handbuch der topographischen Anatomie*, Bd. 2., Braunschweig, 1899.
106. — MILANI, A. — *Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge*. Inaugural Dissertation, Giesen, 1894.
107. — MILANI, A. — *Beiträge zur Kenntniss der Reptilienlunge*. 2. Teil. Zoolog. Jahrg. Abt. f. Anat., Bd. 10, p. 93-156. Mit 4 Taf. u. 19 Textfig., 1897.
108. — MILLER, W.-S. — *The Lobule of the Lung and its Bloodvessels*. Anat. Anz., Jahrg. 7, p. 181-190, Mit 3 fig., 1892.
109. — MILNE EDWARDS. — *Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée de l'Homme et des Animaux*. Paris, Masson. 1857, t. II.
110. — MOJSVAR, August Mojsisovics Edlen von. — *Manuel de Zootomie*. Trad. par J.-L. de Lanessan, Paris, Doin, 1881.
111. — MOLESCHOTT, Jac. — *De Malpighianis pulmonum vesiculis*. 42 p., 1 tabl. Diss., Heidelberg, 1845.
112. — MOLESCHOTT, Jac. — *Ueber die letzten Endigungen der feinsten Bronchien*. Holländische Beiträge zu den Anat. u. physiol. Wissenschaften, Bd. 1, p. 7-19, 1848.
113. — MOLESCHOTT, Jac. — *Ein Beitrag zur Kenntniss der glatten Muskeln*. Untersuch. zur Naturlehre des Menschen und der Tiere, Bd. 6, p. 380-402, 1860.
114. — MONDIO, G. — *Contributo allo studio delle terminazioni nervose nei polmoni dei batraci anuri, merci la vitale colorazione del Blu di Metilene*. Giornale dell' assoc. di medici et naturalisti, Anno 2, p. 358-367, 1 tav., Napoli, 1891. (Referat in Arch. ital. de biologie, vol. 17, p. 168-170. Torino, 1892).
115. — MORGAGNI. — *Adversaria anatomica*, 1719, p. 159.
116. — MÜLLER, H. — *Ueber Muskeln in den Lungen von Triton*. Würzburger naturwiss. Zeitschr., Bd. 2, p. 131-132, 1861.

117. — MÜLLER, O. — *Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch die Anpassung an das Leben im Wasser erlitten haben*. Diss., Jena, 1897, 76 p. *Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch.*, Bd. 32 (N. F. Bd. 25), p. 95-230. Mit 4 Taf., 1898.
118. — MÜLLER, — *Zur vergleichenden Histologie des Lungen nuserer Haussäugetiere*. *Archiv. f. Mikrosk. Anat.*, Bd. 69, 107.
119. — NARATH. — Dans BRACHET, *loc. cit.*
120. — NICOLAS, A. — dans POIRIER, P. et CHARPY, A. — *Traité d'Anatomie humaine*. I. Paris, 1895.
121. — NICOLAS, A. et DIMITROVA. — C. R. Sor. de Biologie, Paris, 1897.
122. — OGAWA. — *Respiratory spaces of the lungs*. *Am. Journ. of Anat.*, t. 27, p. 333-393, 1920.
123. — OPPEL, A. — *Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus*, I. Vom Verdauungstraktus; II. Von den Lungen. *Arch. mikrosk. Anat.*, Bd. 34, p. 511-572, 3 Taf., 1889.
124. — OPPEL, A. — *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*. Sechster Teil. Atmungsapparat. Iena, 1905.
125. — OPPEL, A. — *Ueber den feineren Bau des Atmungsapparates der Monotremen, einiger Marsupialier und von Manis javanica*. *Jenaische Denkschr.*, Bd. 7 und Senon, *Zool. Forschungsreisen*, Bd. 4, p. 1-36 (p. 267-298). Mit 3 Taf., Jena, 1905.
126. — ORSOS. — *Ziegler's Beiträge*, 1907.
127. — OSAWA, GAKUTARO. — *Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata*. *Archiv. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 49, p. 113-226 Mit Taf. 8-14, 1897.
128. — OWEN. — *On the structure of the Heart in the Peremibranchiate Batrachia* (*Trans. of the Zool. Soc.*, vol. I. pl. 31, fig. 2).
129. — PANIZZA, Bartolomeo. — *Sopra il sistema linfatico dei Rettili ricerche zootomiche*, Pavie, 1833.
130. — PERRAULT. — *Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des animaux*. *Recueil de l'Académie des Sciences*, 1^{re} partie, p. 52, pl. 6, fig. P., Q.
131. — PIERRET, A. et RENAUT, J. — *Mémoire sur les sacs lymphatiques périlobulaires semi-cloisonnés et communicants du poumon du Bœuf*. *Archives de Physiol.*, Année 13, (2 Série, t. 8), p. 672-693, 1881.
132. — PISO-BORME, G. — *Anatomisch-physiologische Studien über die Gegenwart glatter Muskelfasern in den Lungenbläschen der Wirbeltiere*. Moleschoffs *Unters. zur Naturlehre*, Bd. 10, p. 459-492. Taf. I-III, 1867.
133. — POIRIER, P. et CHARPY, A. — *Traité d'Anatomie Humaine*, Paris, Masson, 1895, t. IV, Fasc. 1^{er}, p. 529.
134. — POLICARD, A. — *Précis d'Histologie physiologique*, O-tave Doyn, 1922, p. 669.
135. — POLICARD, A. — *Sur la nature du revêtement des alvéoles pulmonaires des Mammifères (Revue critique)*. *Bull. d'Hist. appliquée à la Phys. et à la Path.*, Lyon, 1926, t. III, p. 236 et suiv.
136. — POLICARD, A. — *A propos du revêtement des alvéoles pulmonaires*. C. R. de l'Association des Anatomistes, Liège XXI, p. 487, 1926.

137. — PRENANT, A. et BOUIN, P. — *Histologie et Anatomie microscopique*, Paris, Masson, 1911, t. II.
138. — RAINÉY. — *On the Lungs of Birds*, Med. chir. Trans., vol. XXXII, p. 54.
139. — RAPP, W. — *Die Cetaceen, zoologisch-anatomisch dargestellt*, Stuttgart und Tübingen, 1837.
140. — RATHKE, Heinr. — *Untersuchungen über die Entwincklung und den Körperbau der Krocodile*, 1866.
141. — RAUBER, A. — *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*, 5 Aufl., Bd. 1, 2 Abt., Leipzig, 1897.
142. — RAWITZ, B. — *Grundriss der Histologie*, 284 p. Mit 204 Abbild., Berlin, 1894.
143. — RENAULT, J. — *Traité d'Histologie pratique*, Paris, 1857, t. II, fasc. 1.
144. — RINDFLEISCH, E. — *Die Muskulatur des Kleinen Bronchien und des Lungenparenchyms*, Vorläufige Mitteilung, Med. Zentralbl., n° 5, p. 65, 1872.
145. — ROBIN, Ch. — *Observations faites sur la Grenouille verte*, L'Institut, t. XIV, p. 35, 1846.
146. — ROBIN, Ch. — *Note sur le système lymphatique abdominal des Grenouilles*, L'Institut, t. XIV, p. 200, 1846.
147. — RÖSEL. — *Historia naturalis Ranarum*, pl. 19, fig. 5.
148. — RÖSLER. — *Anat. Hefte*, XLIV, 1911.
149. — ROSSIGNOL. — *Recherches sur la structure intime du pœumon de l'Homme et des principaux Mammifères*. (Mém. des concours publiés par l'Acad. de méd. de Belgique, t. 1, Bruxelles, 1847).
150. — RUSSAKOFF. — *Ziegler's Beiträge*, 1909.
151. — RUSCONI. — *Amours des Salamandres*, pl. 5, fig. 8 - in Milne Edwards (109, p. 304).
152. — SAPPEY. — *Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux*, Paris, 1847.
153. — SAPPEY, Ph.-C. — *Traité d'Anatomie descriptive*, t. IV, Paris, 1879.
154. — SCHENK, S.-L. — *Grundriss der normalen Histologie des Menschen*, Wien und Leipzig. (Urban und Schwarzenberg), 1885, 2 Aufl., 1891.
155. — SCHMIDT. — *Anat. Hefte*, XLVIII, 1913.
156. — SCHNEIDER, Karl-Camillo. — *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*, 8°, 988 p., 691 fig., Jena (F. Fischer), 1902.
157. — SCHRÖEDER van der KOLK, J.-L.-C. — *Over het aanwezen van verkrachtige long-vezelen in sputa van phthisici, als een zeker teeken van het bestaan eener vomica*, Nederlandsch Lancet., 2 Série, 1 Jahrg., p. 401-434, Mit Taf. 7, 1845-1846.
158. — SCHULTZ, Ernestus. — *Disquisitiones de structura et textura caninium aëriiferorum*, 4°, 1 Taf., 32 p., Dorpati, 1850.
159. — SCHULZE, F.-E. — *Die Lungen*, In *Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben Menschen und der Tiere*, p. 464-488. Fig 125-137, Leipzig, 1871.
160. — SIEBOLD et STANNIUS. — *Nouveau Manuel d'Anatomie comparée*, trad. Spring et Lacordaire, t. II, 1850, p. 255.
161. — SMIRNOW, A. — *Ueber Nervenendknäuel in der Froschlunge*, Anat. Anz., Bd. 3, p. 258-261. Mit 2 Abb, 1888.

162. — SPALLANZANI, L. — *Expériences sur la circulation observée dans l'universalité du système vasculaire*. Trad. J. Tourdes, an VIII, p. 142 et suiv.
163. — SPENGEL. — Zool. Jafng. Suppl., VII, 1904.
164. — STANNIUS. — In Stannius et Siebold: *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*, 2 Teil: *Wirbeltiere*, von H. Stannius, Berlin, 1846.
165. — STIEDA, L. — *Einiges über Bau und Entwicklung der Säugetierlungen*. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool., Suppl., Bd. 30, p. 106-121, 1 Taf., 1878.
166. — STIRLING, W. — On the Nerves of the lungs of the newt. Journ. of Anat. and Physiolog., vol. 16, p. 96-105 2 Taf., 1881.
167. — STÖHR, Ph. — *Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie des Menschen mit Einschluß der mikroskopischen Technik*, 9 Aufl., 421 p. Mit 318 Abb., Jena, 1901.
168. — SUCCATI, Giovanni. — *Sopra il distribuzione a la terminazione delle fibre nervose nei polmoni della rana temporaria*. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. 5, p. 194-203. Mit, 1 Taf, 1888.
169. — SUCHARD, E. — *Des vaisseaux sanguins et lymphatiques du Poumon du Triton crêté*. Trav. du Labo. d'Histologie du Collège de France, année 1900, p. 60. — Arch. d'Anat. microsc., t. III, fasc. II et III, mars 1900, p. 140.
170. — SUCHARD, E. — *Structure du poumon du Triton et de la Salamandre maculée*. Travaux du Lab. d'Histologie du Collège de France, 1902-1903, p. 52. — Arch. d'Anat. microsc., t. IV, fasc. II et III, p. 170.
171. — SUCHARD, E. — *Des vaisseaux sanguins et lymphatiques du poumon de la Grenouille*. Trav. du Lab. d'Histologie du Collège de France, 1904, p. 259. — Arch. d'Anat. microscop., t. VII, fasc. II, 30 janvier 1905, p. 2^e9. — C. R. de l'Association des Anatomistes, Toulouse, mars 1904, p. 144.
172. — SUCHARD, E. — *Vaisseaux lymphatiques du Poumon du Lézard*. Trav. du Labo. d'Histologie du Collège de France, 1905-1906, p. 181. — Arch. d'Anat. microsc., nov. 1906, t. IX, p. 1.
173. — SUSSDORF. — Dans Ellenberger, W. — *Handbuch der vergleichenden Histologie und Physiologie der Haussäugetiere*, bearbeitet von Bonnet, Czoker, Eichbaum, etc. Bd. 1: Histologie, Berlin, Parey, 1884.
174. — SUSSDORF. — In Ellenbergers vergleichenden Histologie der Haussäugetiere, 1890.
175. — SWAMMERDAM. — *Tractatus de respiratione*, p. 85.
176. — SZYMONOWICZ, L. — *Lehrbuch der Histologie und der mikroskopischen Anatomie, mit besonderer Berücksichtigung des menschlichen Körpers einschliesslich der mikroskopischen Technik*. XII 455 p. Mit 169 Textfig. u. 52 Taf., Wurzburg, 1901.
177. — TAUVRY. — *Histoire de l'Académie des Sciences*, 1699.
178. — TESTUT, L. — *Traité d'Anatomie humaine*, 4e édit. T. IV, Paris, Doin, 1901.
179. — TOLB and BOWMAN. — *The Physiological Anatomy and Physiology of Man*, t. II, p. 390.
180. — TOLDT, C. — *Lehrbuch der Gewebelehre, mit vorzugsweiser Berücksichtigung des Menschlichen Körpers*. Mit einer topogra-

- phischen Darstellung des Faserverlaufs im Zentralnervensystem von Prof. O. Kahler, p. XVI und 708, mit 210 Abbild. in Holzschn., 3 Aufl., 8°, Stuttgart (Enke), 1888.
181. — TOURNEUX, F. et HERMANN, G. — *Recherches sur quelques épithéliums plats dans la Série animale*. Journ. de l'Anat. et de la Phys., p. 199-221 et 386-424, 4 Tabl., 1876.
182. — TOURNEUX, F. — *Précis d'Histologie humaine*. Collect. Testut, Paris, Doin, 1903.
183. — TOWNSON. — *Observationes physiologicae de respiratione et absorptione* Gotting., 1799. — Tracts and Observations in Natural History and Physiology. In-8, London, 1799.
184. — TURNER, W. — *An introduction to human anatomy including the Anatomy of the Tissues*. 896 p., 234 Fig, Edinburg (Black), (1877).
185. — VANDENDORPE, Francis. — *La musculature du canal alvéolaire dans le poumon de l'Homme adulte*, thèse méd., Lille, 1928.
186. — VIALLETON, L. — *Membres et ceintures des Vertébrés tétrapodes, critique morphologique du Transformisme*, Paris, Doin, 1924, p. 592 et suiv.
187. — VOGT, C. et YUNG, E. — *Traité d'Anat. comparée pratique*, Paris, 1894.
188. — WEBER, A. — Arch. Anat. micr., V, 1903; Bibliogr. Anat., XV, 1908; C. R. Soc. de Biolog. LXXXI, 1918.
189. — WIEDERSHEIM, R. — *Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere*, 1886, p. 625 et 670.
190. — WIEDERSHEIM, R. — *Manuel d'Anatomie comparée des Vertébrés*. Traduit par G. Moquin-Tandon, Paris, C. Reinwald, 1890.
191. — WILLIAMS, Ch. — *Report of the Experim. on the Physiol. of the Lungs and air Tubes*. Report of the Meeting of the Brit. Associat. for the Advance of Science. Glasgow, 1840, p. 411.
192. — WILLIAMS, Thomas. — *Organs of Respiration*. In : Todd's Cyclo-pædia of Anatomy and Physiology (Supp. Vol.), Vol. 5 p. 258-293. Fig. 204-238, London, 1859.
-

TABLE DES MATIÈRES

Introduction

CHAPITRE PREMIER

I. Généralités	13
II. Le Poumon dans la Série, Morphologie générale	15
Poumon unialveolaire	16
Poumon multialveolaire	17
Poumon acmeux	19
Poumon lobulaire simple	21
Poumon lobulaire composé	23
III. Homologie des différentes parties constitutives du poumon dans la Série	25
IV. Développement des poumons	27
Vessie natatoire	29
Pourquoi le poumon des Oiseaux ne sera pas envisagé..	31
V. Technique générale	34
Prélèvement	34
Fixation	39
Inclusion	40
Coupes et coloration	40
Préparations par étalement	41
Iconographie	42

CHAPITRE DEUXIEME

I. Poumons des Amphibiens	43
Morphologie générale et structure	43
Histologie	51
Mouvements respiratoires	53
II. Dispositifs musculaire et élastique du poumon des Amphi- biens	54
Historique	54
Etude de ces formations musculaires et élastiques chez quelques espèces prises isolément	56

URODÉES :

Protée, <i>Proteus anguinus</i> Laur.	57
Ménobranche latéral, <i>Ménobranthus lateralis</i> Say...	57
Cryptobranche du Japon, <i>Cryptobranchus japonicus</i> V. d. Hoev.	57
Tritons, Genre <i>Triton</i> Laur.	58
Triton marbré, <i>Triton marmoratus</i> Latr.	59
Salamandre maculée, <i>Salamandra maculosa</i> Laur.	63

ANOURES :

Grenouilles, Genre <i>Rana</i> Lin.	69
Grenouille commune, <i>Rana esculenta</i> L.	71
Grenouille rousse, <i>Rana temporaria</i> L.	76
Discoglosse peint, <i>Discoglossus pictus</i> Ottho.	76
Pélodyte ponctué, <i>Pelodytes punctatus</i> Daud.	76
Alyte accoucheur, <i>Alytes obstetricans</i> Laur.	78
Crapaud commun, <i>Bufo vulgaris</i> Laur.	84
Rainette verte, <i>Hyla arborea</i> Roesel.	85

III. Morphologie générale et histophysiologie des formations musculaires et élastiques du poumon des Amphibiens...	86
Morphologie générale	86
Histophysiologie	87
Tissu élastique	89
Tissu musculaire	90

CHAPITRE TROISIEME

I. Poumons des Reptiles	95
Morphologie générale et structure	95
Histologie	104
Mouvements respiratoires	108
II. Dispositifs musculaire et élastique du poumon des Reptiles	111
Historique	111
Etude de ces formations dans les différents ordres de Reptiles	112

SAURIENS :

Platydactyle des murailles, <i>Platydactylus facetaeus</i> Adr. Strauch.	112
Orvet fragile, <i>Anguis fragilis</i> Dum. et Bibr.	113
Lézard vert, <i>Lacerta viridis</i> Daud.	117
Lézard gris, <i>Lacerta muralis</i> Dum. et Bibr.	120
Hatteria ponctué, <i>Hatteria punctata</i> Gray.	120
Caméléon, Genre <i>Chamaeleon</i> Laur.	121

OPHIDIENS :

Couleuvre à collier, <i>Tropidonotus natrix</i> Dum. et Bibr.	124
Vipère aspic, <i>Vipera aspis</i> Dum. et Bibr.	126

CHELONIENS :

Tortue mauresque, <i>Testudo mauritanica</i> Dum. et Bibr.	127
Cistude d'Europe, <i>Cistudo europæa</i> Dum. et Bibr.	129
Chelonnée franche, <i>Chelone viridis</i> Schn.	132
Caouane, <i>Thalassochelys caretta</i> L.	133

CROCODYLIENS :

III. Morphologie générale et histophysiologie des formations musculaires et élastiques du poumon des Reptiles	134
Morphologie générale	134

Histophysiologie	135
Sauriens	135
Ophidiens	137
Chéloniens	139
Crocodiliens	139

CHAPITRE QUATRIEME

I. Poumons des Mammifères	141
Disposition générale	141
Structure	146
Mouvements respiratoires	148
II. Dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire des Mammifères	150
Historique	150
Formations musculaires	150
Formations élastiques	160
Etude et description de ces formations chez quelques espèces de Mammifères.....	169
MONOTRÈMES :	
Echidné soyeux, <i>Echidna aculeata</i> Shaw.	169
Ornithorhynque, <i>Ornithorhynchus anatinus</i> Gray. ..	171
MARSUPIAUX :	
EDENTÉS :	
Pangolin de Java, <i>Manis javanica</i> Desm.....	172
CETACÉS :	
Dauphin commun, <i>Delphinus delphis</i> L.	172
SIREMIENS :	
PÉRISSODACTYLES :	
Cheval domestique, <i>Equus caballus</i> L.....	174
ARTIODACTYLES PACHYDERMES :	
Porc domestique, <i>Sus domesticus</i> Brisson	176
Sanglier ordinaire, <i>Sus scrofa</i> L.	179
ARTIODACTYLES RUMINANTS :	
Chameau Dromadaire, <i>Camelus dromedarius</i> L....	179
Chevreau vulgaire, <i>Cervus capreolus</i> L.....	180
Cerf élaphe, <i>Cervus elaphus</i> L.	180
Mouton domestique, <i>Ovis aries</i> L.	180
Bœuf domestique, <i>Bos taurus</i> L.	181
RONGEURS :	
Lievre commun, <i>Lepus timidus</i> L.	186
Lapin domestique, <i>Oryctolagus domesticus</i> L.	186
Rat ordinaire, <i>Mus Rattus</i> L.	186
Souris domestique, <i>Mus musculus</i> L.....	187
Rat d'eau, <i>Arvicola amphibius</i> L.	187
Castor fiber, <i>Castor fiber</i> L.	188
Ecureuil commun, <i>Sciurus vulgaris</i> L.	188
Spermophile souslik, <i>Spermophilus citellus</i> L.....	188
PINNIPÈDES :	
Phoque moine, <i>Monachus albiventer</i> Boddaert	189

CARNIVORES :	
Loutre commune, <i>Lutra vulgaris</i> Erxl.....	190
Chien domestique, <i>Canis familiaris</i> L.	191
Chat commun, <i>Felis domestica</i> L.....	193
INSECTIVORES :	
Hérisson commun, <i>Erinaceus europæus</i> L.	194
Musaraigne commune, <i>Sorex vulgaris</i> L.....	195
CHEIROPTÈRES :	
Pipistrelle, <i>Pipistrellus pipistrellus</i> Schreb	196
Rhinolophe petit fer à cheval, <i>Rhinolophus hippo-</i> <i>crepis</i> Hermi	197
HOMME :	
Dispositif musculaire	198
Adulte	198
Enfant	205
Fœtus	206
Dispositif élastique	208
Adulte	208
Enfant	210
Fœtus	210
III. Morphologie comparative et histophysiologie des dispositifs musculaire et élastique du poumon des Mammifères	
210	
MORPHOLOGIE :	
Appareil musculaire	210
Appareil élastique	211
HISTOPHYSIOLOGIE :	
Appareil musculaire	211
Appareil élastique	215
CHAPITRE CINQUIEME	
Vue d'ensemble et conclusions	
I. Morphologie générale des dispositifs musculaire et élastique du parenchyme pulmonaire des Vertébrés	
217	
Dispositif musculaire	217
Dispositif élastique	219
III. Morphologie comparative et histophysiologie des dispositifs du parenchyme pulmonaire des Vertébrés	
221	
Stroma conjonctif	221
Réseau élastique	221
Dispositif musculaire	222
ERRATA	226
BIBLIOGRAPHIE	227
PLANCHES HORS TEXTE.	

PLANCHES

PLANCHE I.

AMPHIBIENS

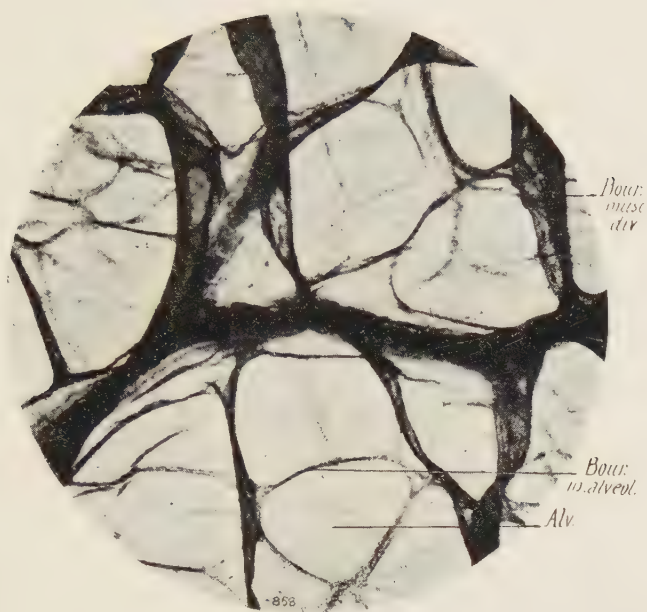
A

POUMON DE *Bufo vulgaris* Laur. — Région moyenne. Etalement.
Formol, Hématéine-éosine. Gr. = 9,5. Microphotographie.

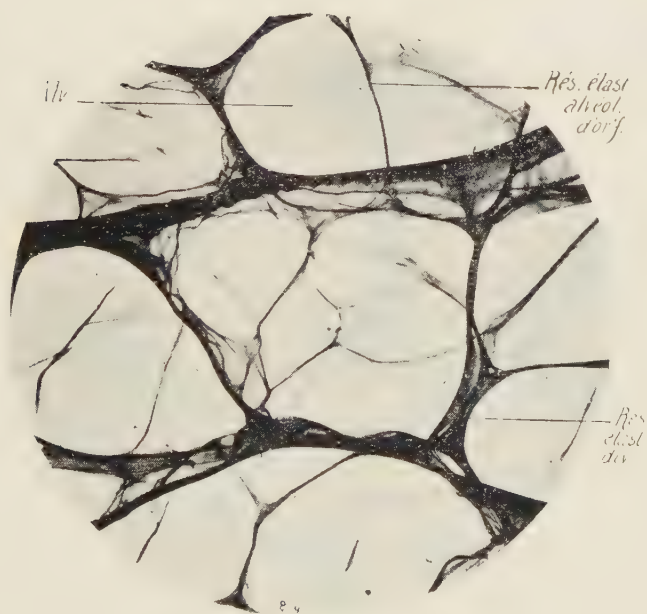
B

POUMON DE *Bufo vulgaris* Laur. — Région moyenne. Etalement.
Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 11.
Microphotographie.

PLANCHE I.



A



B

PLANCHE II.

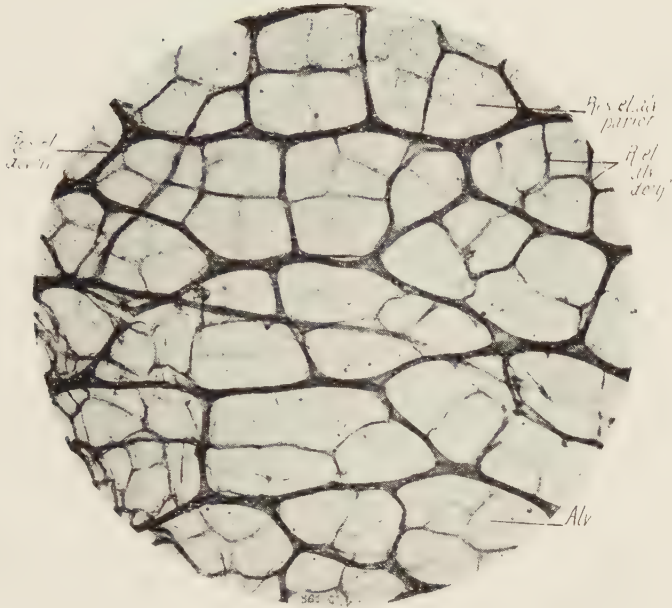
REPTILES

A

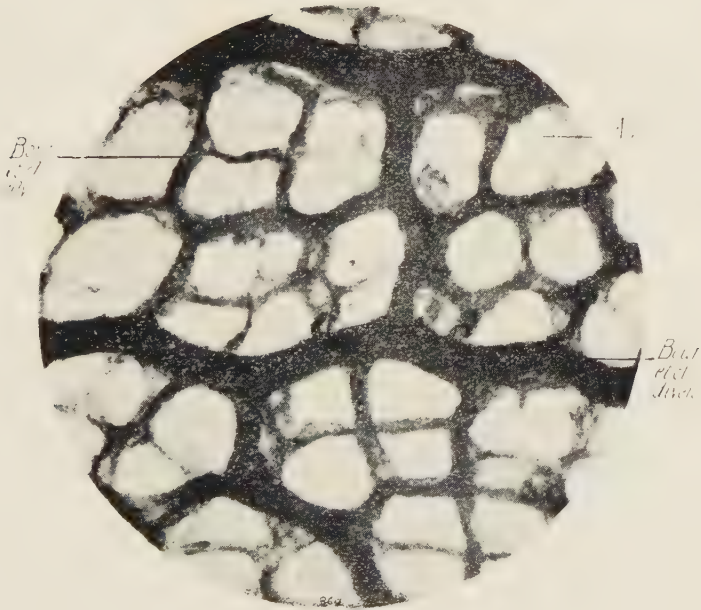
POUMON DE *Lacerta viridis* Daud. — Au voisinage de son extrémité postérieure. Etalement. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 17,8. Microphotographie.

B

POUMON DE *Lacerta muralis* Dum. et Bibr. — Etalement Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 17,5. Microphotographie.



A



B

PLANCHE III.

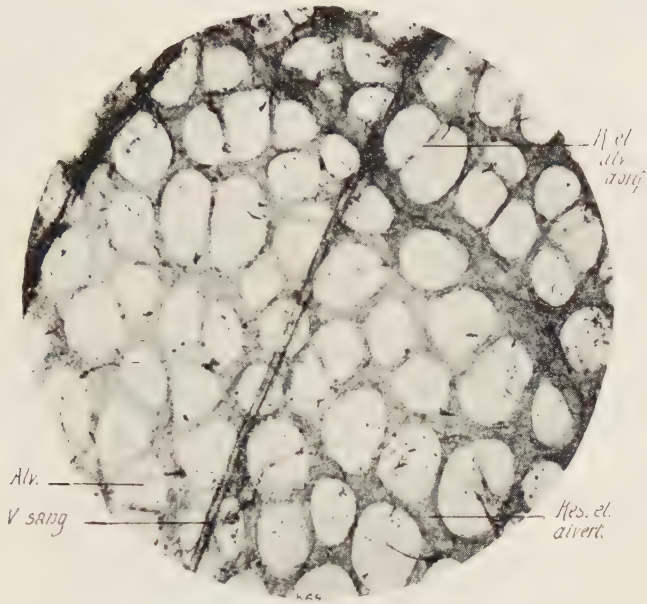
REPTILES

A

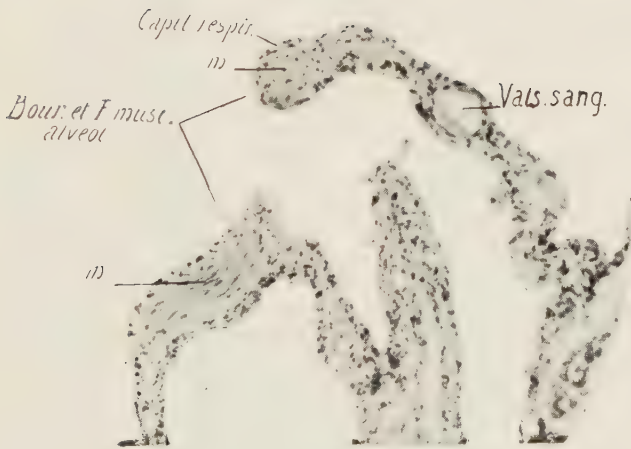
POUMON DE *Tropidonotus natrix* Dum. et Bibr. — Etalement.
Formations élastiques. Formol. Fuchsiné ferrique.
Gr. = 18,2. Microphotographie.

B

POUMON DE *Testudo mauritanica* Dum. et Bibr. — Bourrelets
alvéolaires et formations musculaires. Formol. Hématéine-
éosine. Gr. = 138,5. Microphotographie.



A



B

PLANCHE IV.

REPTILES

A

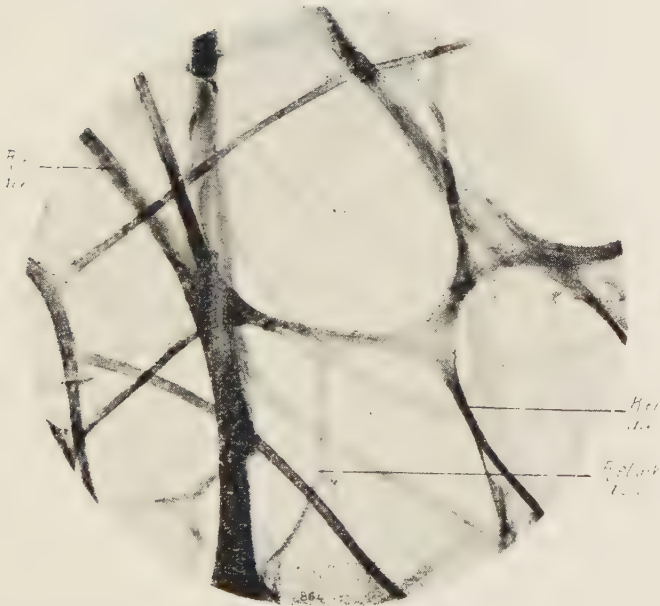
POUMON DE *Testudo mauritanica* Dum. et Bibr. — Cloison séparant deux compartiments acineux. Etalement. Formol. Hématéine-éosine. Gr.=13,5. Microphotographie.

B

POUMON DE *Testudo mauritanica* Dum. et Bibr. — Cloison séparant deux compartiments acineux. Etalement. Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Gr.=12,9. Microphotographie.



A



B

PLANCHE V.

REPTILES

POUMON DE *Cistudo Europea* Dum. et Bibr. — Cloison séparant deux compartiments acineux. Etalement. Formol. Hématéine éosine. Gr. = 12,8. Microphotographie.

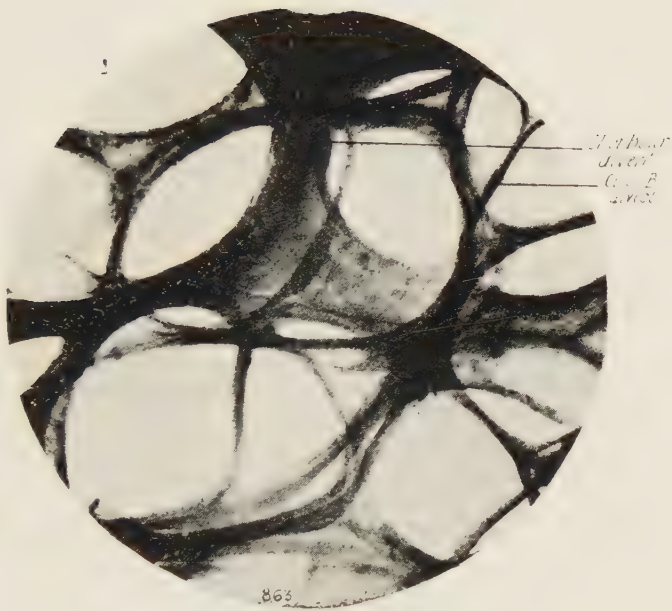


PLANCHE VI.

MAMMIFÈRES

POUMON DE DAUPHIN COMMUN, *Delphinus delphis* L. — Vue d'ensemble d'un fragment de l'arborisation bronchique intrapulmonaire. Formol. Hématéine-éosine. — 1. Bronche intrapulmonaire. — 2. Diaphragmes annulaires musclés des bronches intrapulmonaires. — 3. Pièce du squelette cartilagineux bronchique. — 4. Vaisseaux sanguins. — 5. Canal alvéolaire. Gr.=17. D'après A. LACOSTE ET A. BAUDRIMONT.



PLANCHE VII.

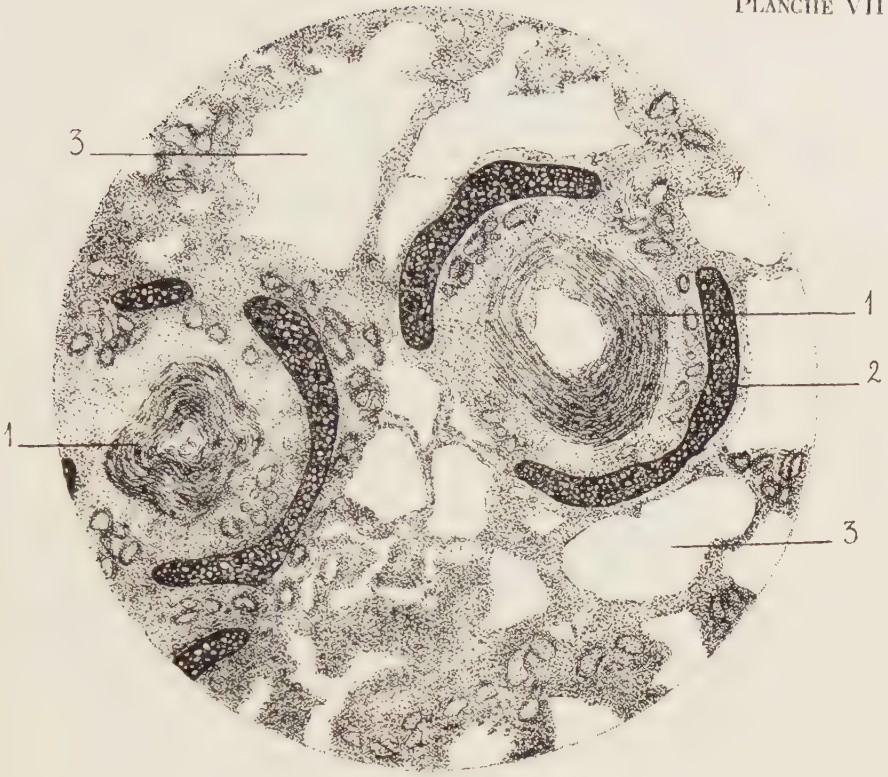
MAMMIFÈRES

A

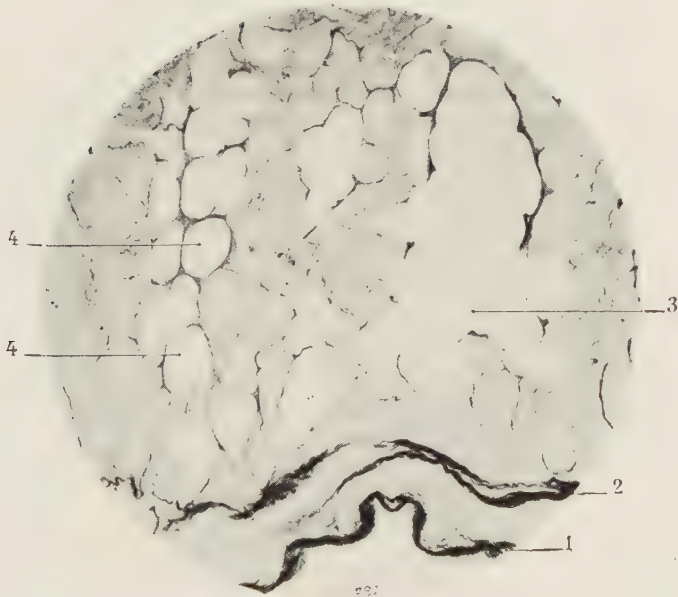
POUMON DE DAUPHIN COMMUN, *Delphinus delphis* L. — Appareil musculaire des bronches intrapulmonaires. Formol. Hématéine-éosine. — 1. Diaphragmes annulaires musclés des bronches intrapulmonaires, vus en coupe horizontale. — 2. Squelette cartilagineux. — 3. Alvéoles pulmonaires. — Gr. = 70,8. D'après A. LACOSTE ET A. BAUDRIMONT.

B

POUMON DE DAUPHIN COMMUN, *Delphinus delphis* L. — Vue d'ensemble de l'appareil élastique pleuro-pulmonaire. Formol. Fuch sine ferrique. Microphotographie. — 1. Couche élastique externe de la plèvre viscérale. — 2. Couche élastique interne de la plèvre viscérale. — 3. Canal alvéolaire. — 4. Orifice alvéolaire. Gr. = 29,5. D'après A. LACOSTE ET A. BAUDRIMONT.



A



B

PLANCHE VIII.

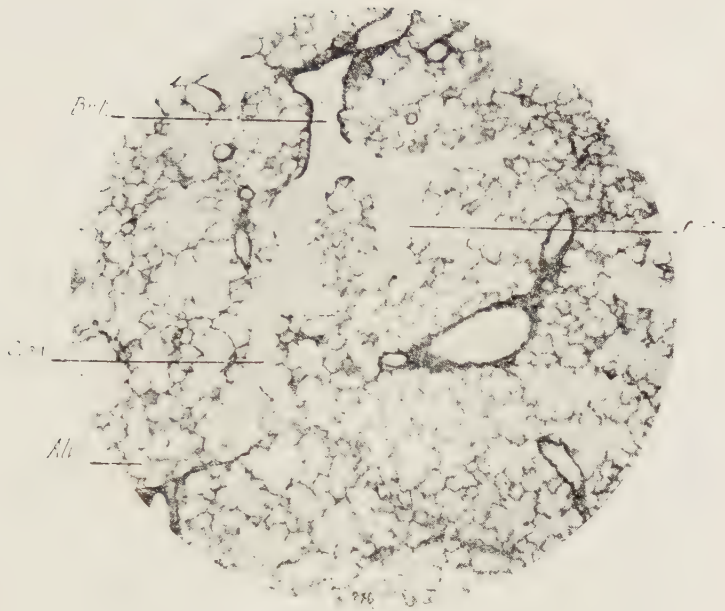
MAMMIFÈRES

A

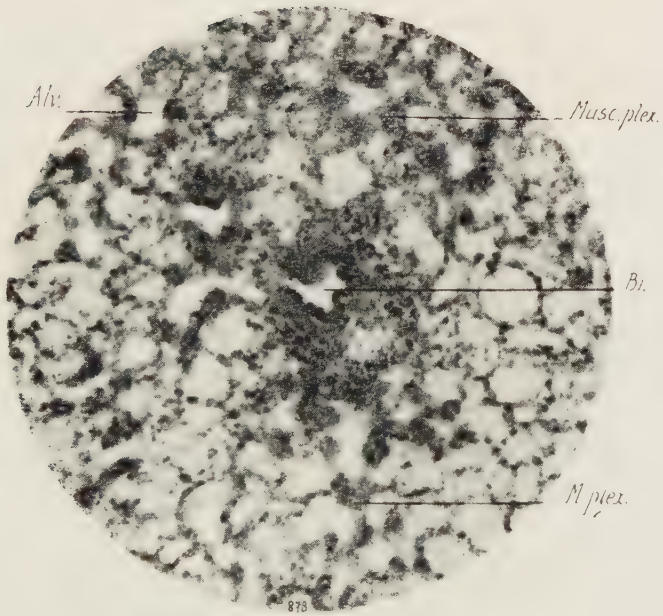
POUMON DE CHEVAL DOMESTIQUE, *Equus caballus* L. — Vue d'ensemble montrant une bronchiole et trois canaux alvéolaires qui lui font suite. Formol. Hématéine-éosine. Faible grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.

B

POUMON DE MOUTON DOMESTIQUE, *Ovis aries* L. — Bronchiole intra-lobulaire et sphincters plexiformes lisses des canaux alvéolaires. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 1245. Microphotographie.



A



B

PLANCHE IX.

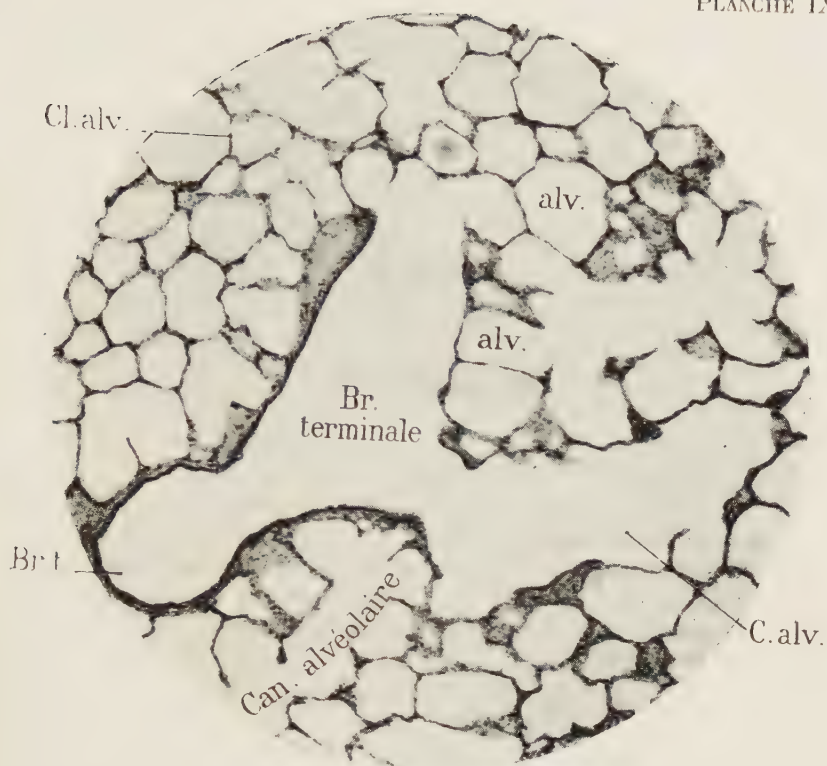
MAMMIFÈRES

A

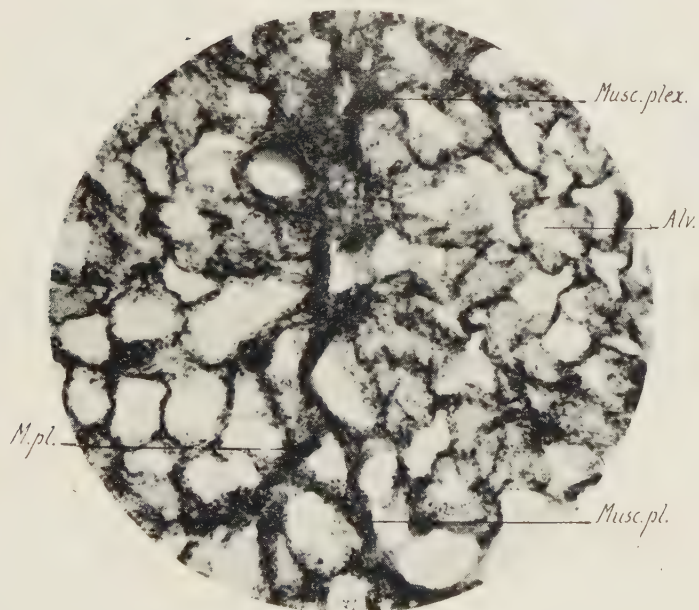
POUMON DE BŒUF DOMESTIQUE, *Bos taurus* L. — Bronchiole terminale et canaux alvéolaires. Formol. Hématéine-éosine. Gross. = 120. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL; dans le Cahier de Travaux pratiques d'Histologie de E.-M. BEYLOT et A. BAUDRIMONT.

B

POUMON DE BŒUF DOMESTIQUE, *Bos taurus* L. — Sphincter plexiforme d'un canal alvéolaire. Formol. Hématéine-éosine. Moyen grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.



A



B

PLANCHE X.

MAMMIFÈRES

A

POUMON DE BŒUF DOMESTIQUE, *Bos taurus* L. — Formations élastiques. Remarquer vers le milieu du champ un canal alvéolaire contracté. Formol. Fuchsine ferrique. Moyen grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.

B

POUMON DE BŒUF DOMESTIQUE, *Bos taurus* L. — Bronchiole intralobulaire. Formol. Hématéine - picro-ponceau. Gr. = 130. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL; dans le Cahier de Travaux pratiques d'Histologie de E.-M. BEYLOT et A. BAUDRIMONT.

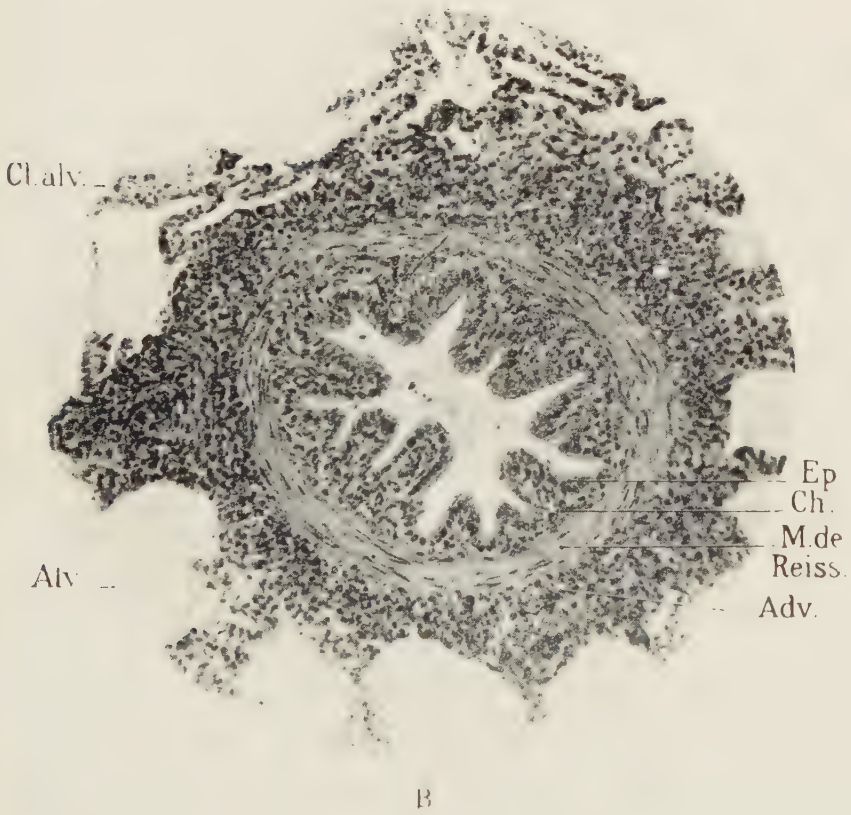
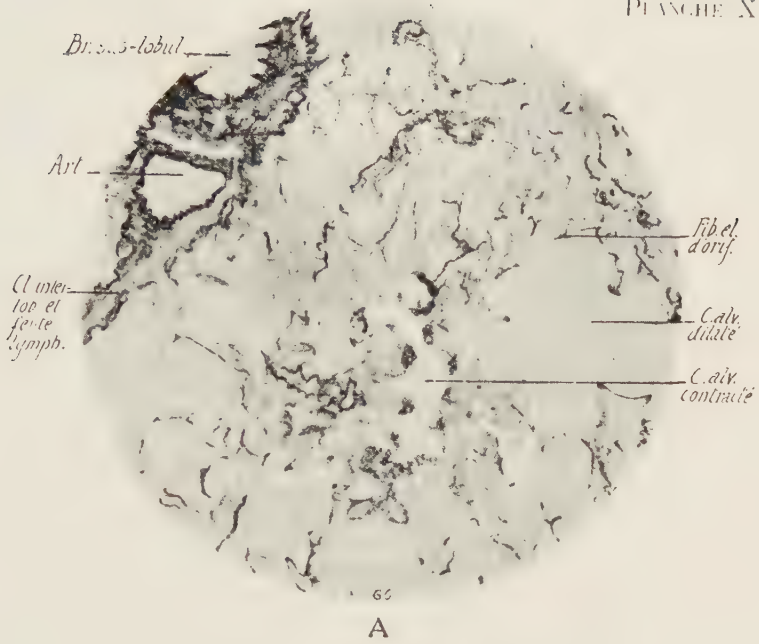


PLANCHE XI.

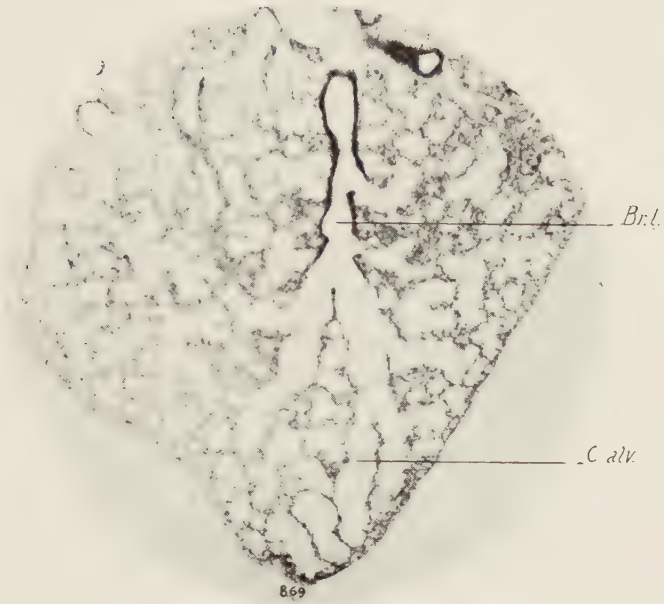
MAMMIFÈRES

A

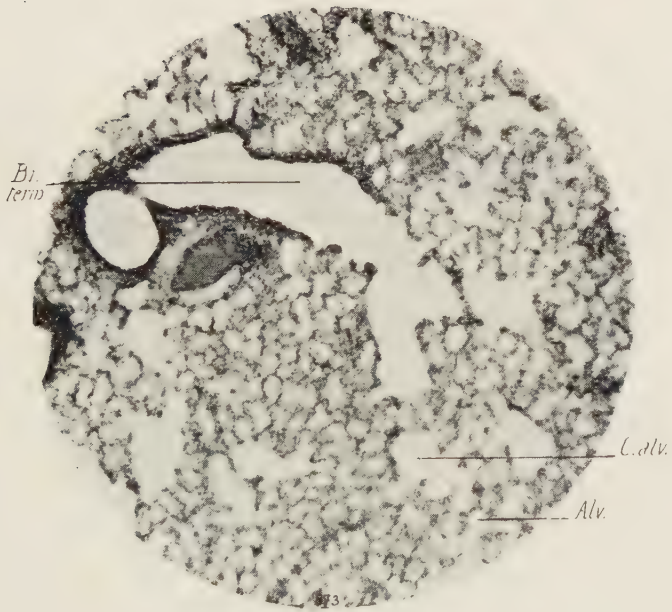
POUMON DE SOURIS DOMESTIQUE, *Mus musculus* L. — Vue d'ensemble. Bronchiole terminale et canaux alvéolaires. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 44. Microphotographie.

B

POUMON DE RAT D'EAU, *Arvicola amphibius* L. — Bronchiole terminale et canaux alvéolaires. Formol. Hématéine-éosine Gr. = 53,6. Microphotographie.



A



B

PLANCHE XII.

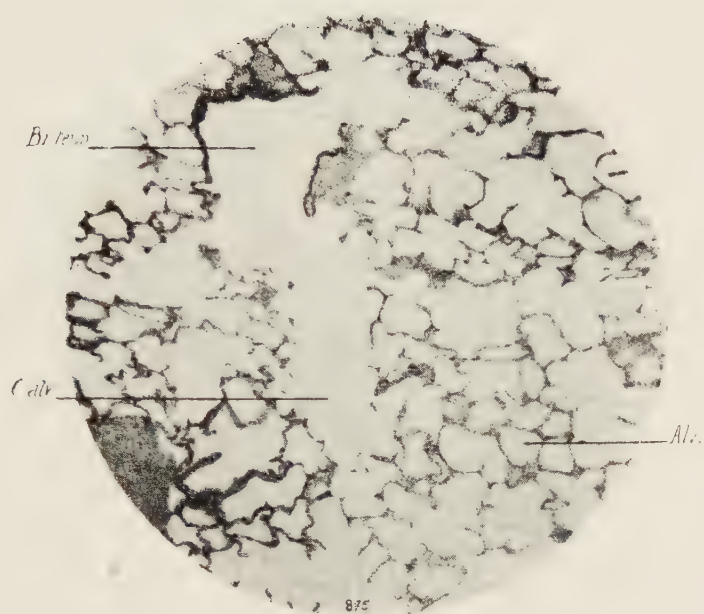
MAMMIFÈRES

A

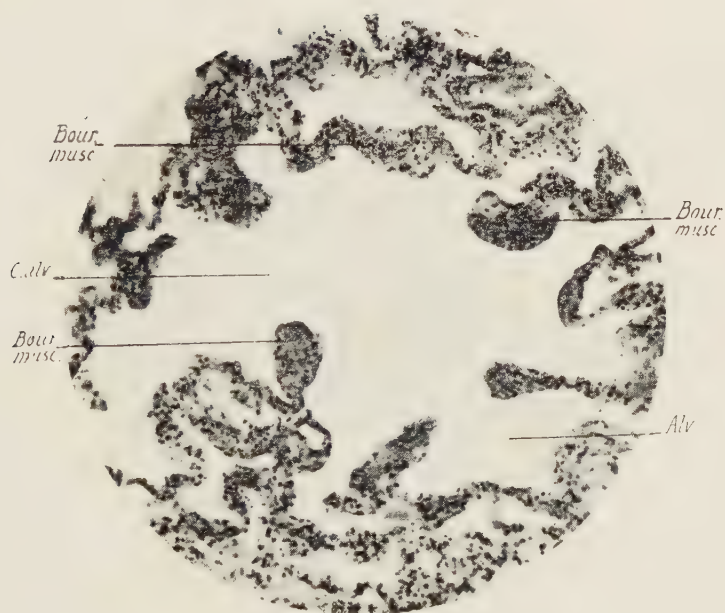
POUMON DE CASTOR FIBER, *Castor fiber* L. — Bronchiolo terminale et canaux alvéolaires. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 43. Microphotographie.

B

POUMON DE PHOQUE MOINE, *Monachus albiventer* Boddaert. — Bourrelets alvéolaires et formations musculaires d'un canal alvéolaire. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 130.4. Microphotographie.



A



B

PLANCHE XIII.

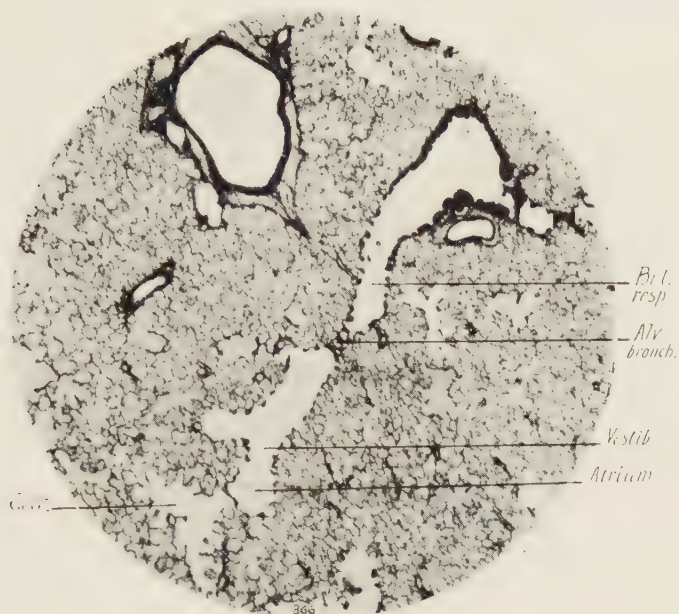
MAMMIFÈRES

A

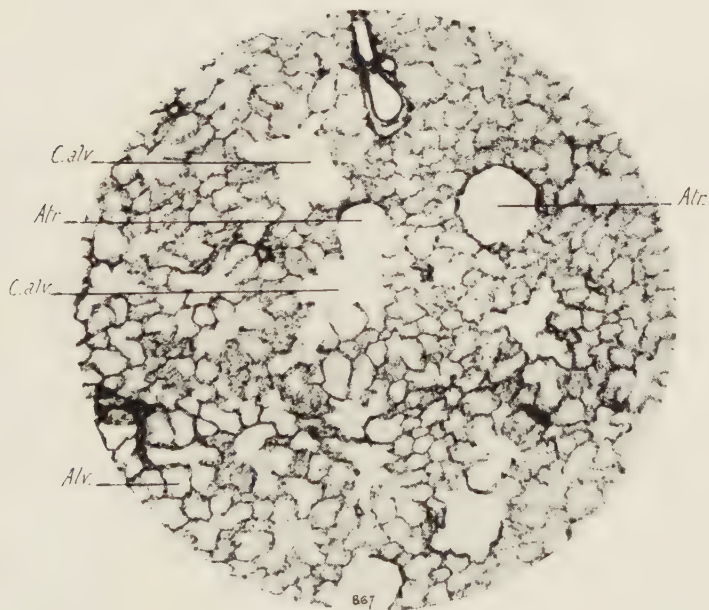
POUMON DE CHIEN DOMESTIQUE, *Canis familiaris* L. — Bronchiole terminale, vestibules, atria et canaux alvéolaires. Voir fig. 64. Remarquer, dans la portion terminale de la bronchiole, les alvéoles respiratoires bronchiques. Coupe de 30 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 18. Microphotographie.

B

POUMON DE CHIEN DOMESTIQUE, *Canis familiaris* L. — Atria et canaux alvéolaires. Coupe de 30 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 39,4. Microphotographie.



A



B

° PLANCHE XIV.

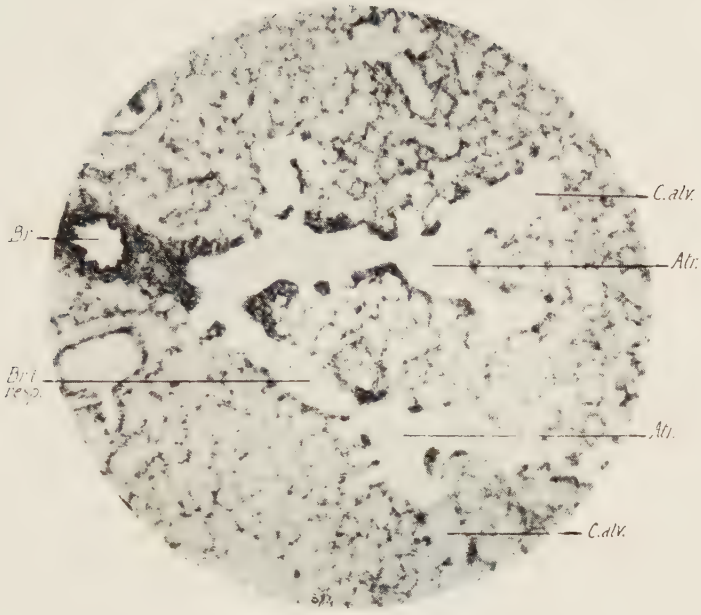
MAMMIFÈRES

A

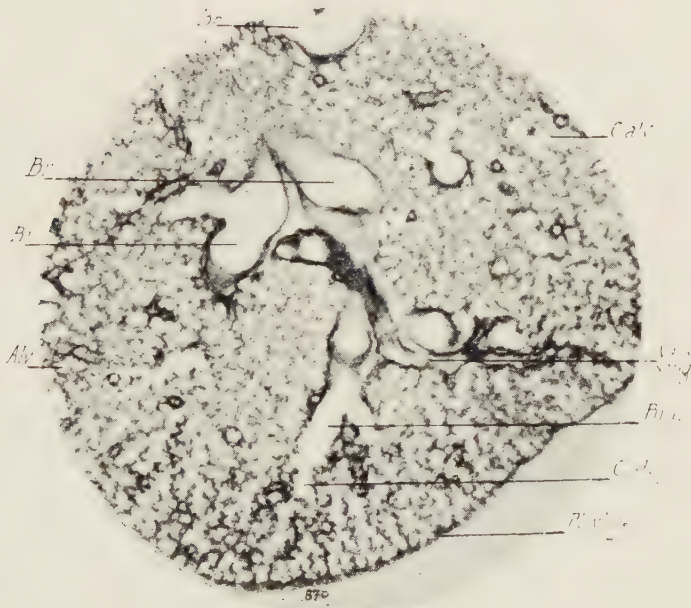
POUMON DE HÉRISSON COMMUN, *Erinaceus europæus* L. — Bronchiole intralobulaire, bronchioles terminales respiratoires, atria et canaux alvéolaires. Coupe de 20 μ d'épaisseur. Formol. Hémâtéine-éosine. Gr.=55,2. Microphotographie.

B

POUMON DE MUSARAIGNE COMMUNE, *Sorex vulgaris* L. — Vue d'ensemble. Formations élastiques. Formol. Fuch sine ferrique. Gr. = 49. Microphotographie.



A



B

PLANCHE XV.

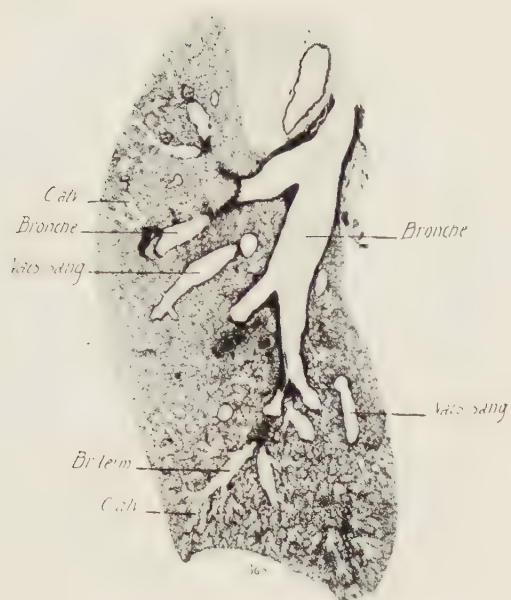
MAMMIFÈRES

A

POUMON DE PIPISTRELLE, *Pipistrellus pipistrellus* Schreb. — Coupe longitudinale totale de 16 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 13,2. Microphotographie.

B

POUMON DE PIPISTRELLE, *Pipistrellus pipistrellus* Schreb. — Formations élastiques. Coupe de 30 μ d'épaisseur. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 28,9. Microphotographie.



A



B

PLANCHE XVI.

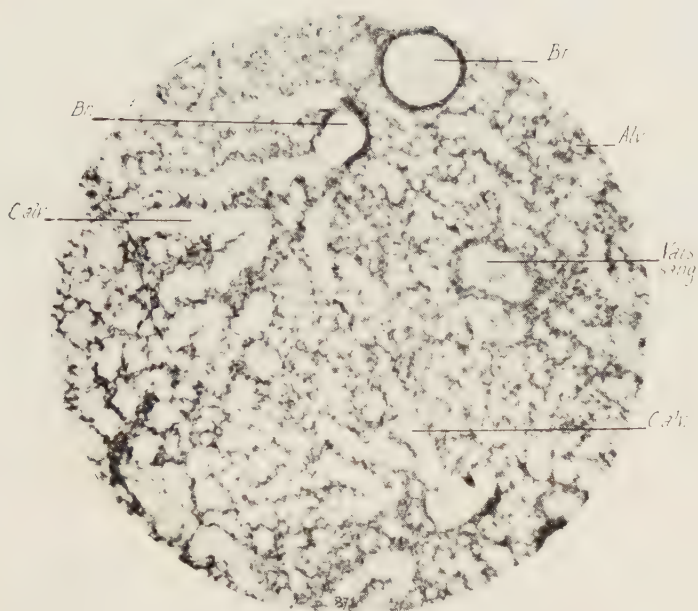
MAMMIFÈRES

A

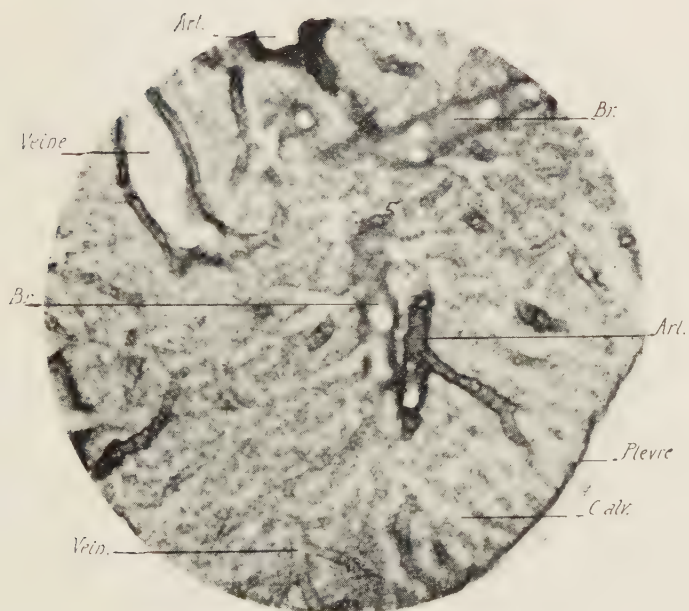
POUMON DE RHINOLOPHE PETIT FER A CHEVAL, *Rhinolophus hipposcrops* Herm. — Bronchiole terminale et canaux alvéolaires. Coupe de 16 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 59. Microphotographie.

B

POUMON DE RHINOLOPHE PETIT FER A CHEVAL, *Rhinolophus hipposcrops* Herm. — Formations élastiques. Coupe de 50 μ d'épaisseur. Formol. Fuchsine ferrique. Gr. = 59. Microphotographie.



A



B

PLANCHE XVII.

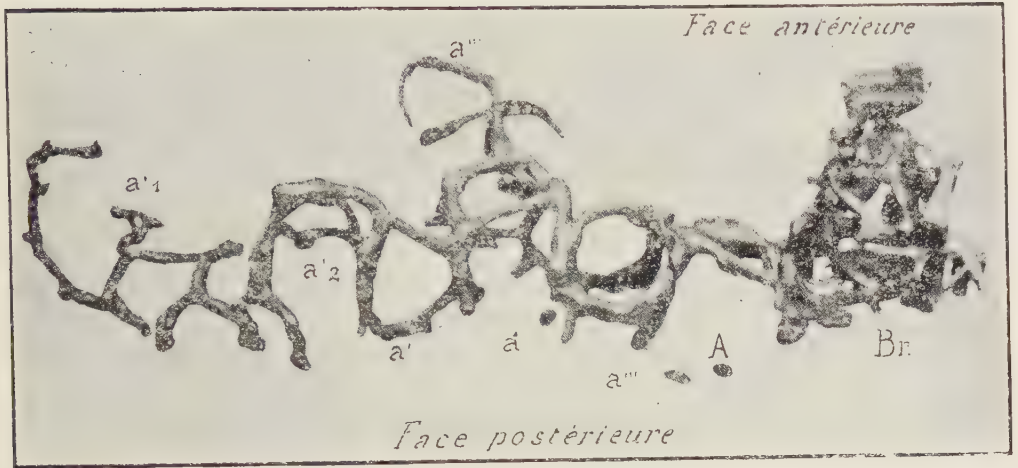
HOMME

A

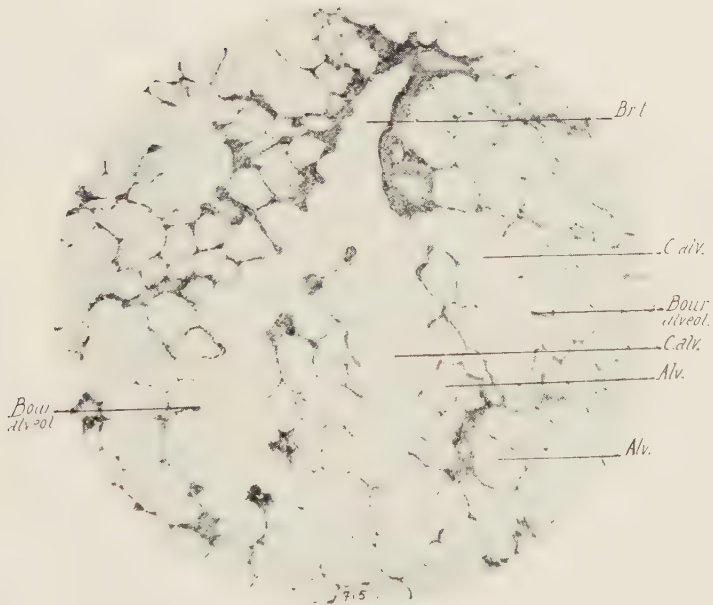
MUSCLE PLEXIFORME D'UN CANAL ALVÉOLAIRE DE POUMON HUMAIN, SUPPLICIÉ. — Modèle obtenu par F. VANDENDORPE par la méthode de reconstitution plastique de Born. Le modèle, légèrement retourné, est vu de trois quarts par sa face supérieure.

B

POUMON HUMAIN, SUPPLICIÉ. — Bronchiole terminale et trois canaux alvéolaires. Formol. Hématéine-éosine. Faible grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.



A



B

PLANCHE XVIII.

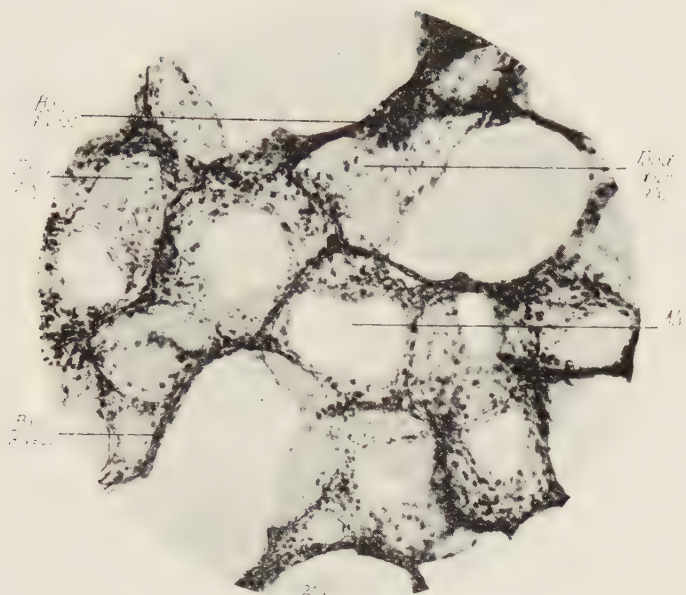
HOMME

A

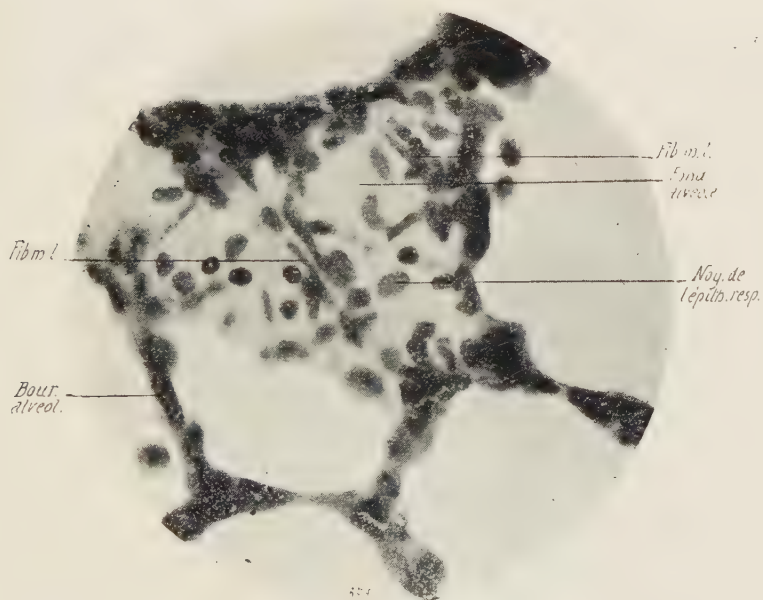
POUMON HUMAIN, SUPPLICIÉ. — Alvéoles pulmonaires. Coupe de 30 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-picro-ponceau. Assez fort grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.

B

POUMON D'UN ENFANT D'UN AN. — Fibres musculaires lisses pariétales dans le fond d'un alvéole. Coupe de 20 μ d'épaisseur. Formol. Hématéine-éosine. Gr. = 572. Microphotographie.



A



B

PLANCHE XIX.

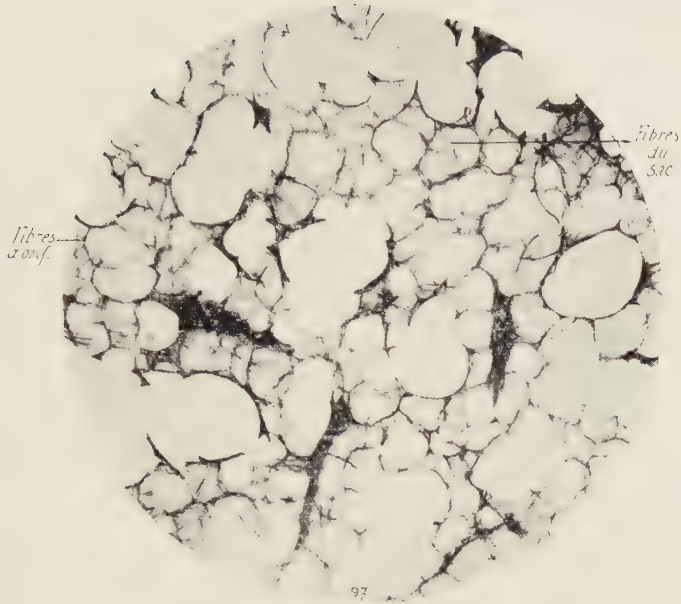
HOMME

A

POUMON HUMAIN, SUPPLIÉ. — Formations élastiques. Formol. Fuchsine ferrique. Faible grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.

B

POUMON HUMAIN, SUPPLIÉ. — Fonds d'alvéoles. Formations élastiques. Formol. Safranine ferrique. Fort grossissement. Collection microphotographique du Professeur G. DUBREUIL.



A



B

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — Classification et Reproduction des
Cryptogames vasculaires.

Zoologie. — Les diverses structures de l'organe de la
vision chez les Invertébrés.

Vu et permis d'imprimer :

Bordeaux, le 26 avril 1929.

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE

F. DUMAS

Vu :

LE DOYEN

P. COUSIN

